

Кембриджская естественная история, т. 01 (из 10)

Маркус Хартог

THE CAMBRIDGE NATURAL HISTORY

EDITED BY

S. F. HARMER, Sc.D., F.R.S., Fellow of King's College, Cambridge ;
Superintendent of the University Museum of Zoology

AND

A. E. SHIPLEY, M.A., F.R.S., Fellow of Christ's College, Cambridge ;
University Lecturer on the Morphology of Invertebrates

VOLUME I

Содержание

СОДЕРЖАНИЕ

СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ

ПРОТОЗОИ

Глава I. Введение

Глава II. Классификация

Глава III. Саркодина

Глава IV. Спорозои

Глава V. Жгутиковые

Глава VI. Инфузории

PORIFERA (ГУБКИ)

Глава VII. Введение

Глава VIII. Классы

Глава IX. Размножение

COELENTERATA И STENOPHORA

Глава X. Гидрозои

Глава XI. Гидрозои (продолжение)

Глава XII. Сцифозои

Глава XIII. Anthozoa

Глава XIV. Зоанфарии

Глава XV. Stenophora

ИГЛОКОЖИЕ

Глава XVI. Введение

Глава XVII. Морские звезды

Глава XVIII. Морские ежи

Глава XIX. Морские огурцы

Глава XX. Пельматозои

Глава XXI. Развитие и филогенез

УКАЗАТЕЛЬ

ПОЛНАЯ ЛИЦЕНЗИЯ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ

Электронная книга проекта Гутенберга « » Кембриджская естественная история, т. 01 (из 10)

Эта электронная книга предназначена для бесплатного использования в любой точке США и большинства других стран мира практически без каких-либо ограничений. Вы можете копировать, передавать или повторно использовать ее в соответствии с условиями лицензии проекта «Гутенберг», включенной в эту электронную книгу или доступной онлайн по [адресу www.gutenberg.org](http://www.gutenberg.org). Если вы не проживаете в США, перед использованием этой электронной книги вам необходимо ознакомиться с законодательством страны, в которой вы проживаете.

Название: Кембриджская естественная история, том 01 (из 10)

Редактор: С. Ф. Хармер

Автор: Маркус Хартог

Сидней Дж. Хиксон

Э. В. Макбрайд

Игерна Брюнхильда Джонсон Соллас

Редактор: сэр А. Э. Шипли

Дата выпуска: 18 сентября 2023 г. [электронная книга № 71677]

Язык: английский

Оригинальное издание: Нью-Йорк: MacMillan & Co, 1906

Благодарности: Кит Эдкинс, Питер Беккер и команда онлайн-корректоров
<https://www.pgdp.net> (Этот файл был создан на основе изображений,
любезно предоставленных The Internet Archive)

***** НАЧАЛО ЭЛЕКТРОННОЙ КНИГИ ПРОЕКТА ГУТЕНБЕРГ «КЕМБРИДЖСКАЯ ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ», ТОМ 01 (ИЗ 10) *****

КЕМБРИДЖСКАЯ ЕСТЕСТВЕННАЯ ИСТОРИЯ

ПОД РЕДАКЦИЕЙ С. Ф. ХАРМЕРА, доктора наук, члена Королевского общества, члена Королевского колледжа в Кембридже;
директора Университетского музея зоологии

И

А. Э. ШИПЛИ, магистр искусств, член Королевского общества, член Королевского колледжа,
Кембридж; университетский преподаватель по морфологии беспозвоночных

ТОМ I



ПРОТОЗОИ

МАРКУС ХАРТОГ, магистр искусств, Тринити-колледж (доктор наук, Лондон), профессор естественной истории в Королевском колледже, Корк

PORIFERA (ГУБКИ)

ИГЕРНА Б. ДЖ. СОЛЛАС, бакалавр наук (Лондон), преподаватель зоологии в Ньюнхем-колледже, Кембридж

КОЭЛЕНТЕРАТЫ И КТЕНОФОРЫ

Автор: С. Дж. Хиксон, магистр искусств, член Королевского общества, бывший научный сотрудник, а ныне почетный научный сотрудник Даунинг-колледжа, Кембридж; профессор зоологии в Викторианском университете Манчестера

ИГЛОКОЖНЫЕ

Автор: Э. В. МАКБРАЙД, магистр искусств, член Королевского общества, бывший член колледжа Св. Иоанна, Кембридж; профессор зоологии в Университете Макгилла, Монреаль

Лондон
MACMILLAN AND CO., LIMITED
НЬЮ-ЙОРК: THE MACMILLAN COMPANY
1906

Все права защищены

И бросил свою корзину перед нами,
Все дрожащие от жизни
С розовыми и серыми желе, твоими морскими фруктами;
Вы трогаєте странные комочки,
И рты там зияют, глаза открыты, всевозможные
Рога и горбы.

Содержание

	СТРАНИЦА
СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ, ПРИНЯТОЙ В ЭТОЙ КНИГЕ	ix
ПРОСТЕЙШИЕ	
ГЛАВА I	
ПРОСТЕЙШИЕ—ВВЕДЕНИЕ—ФУНКЦИИ ПРОТОПЛАЗМЫ—ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК—ЖИВОТНЫЕ И РАСТЕНИЯ	3
ГЛАВА II	
ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): САМОПРОИЗВОЛЬНОЕ ЗАРОЖДЕНИЕ—ПРИЗНАКИ ПРОСТЕЙШИХ—КЛАССИФИКАЦИЯ	42
ГЛАВА III	
ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): САРКОДИНЫ	51
ГЛАВА IV	
ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): СПОРОЗОИДЫ	94
ГЛАВА V	
ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ЖГУТИКОВЫЕ	109
ГЛАВА VI	
ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ИНФУЗОРИИ (ИНФУЗОРИИ И ПРИСОСКИ)	136

PORIFERA (ГУБКИ)

ГЛАВА VII	
PORIFERA (ГУБКИ)—ВВЕДЕНИЕ—ИСТОРИЯ—ОПИСАНИЕ <i>HALICHONDRIA PANICEA</i> КАК ПРИМЕРА БРИТАНСКИХ МОРСКИХ ГУБОК И <i>EPHYDATIA FLUVIATILIS</i> ИЗ ПРЕСНОЙ ВОДЫ—ОПРЕДЕЛЕНИЕ—ПОЛОЖЕНИЕ В ЖИВОТНОМ МИРЕ	165
ГЛАВА VIII	

PORIFERA (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ФОРМЫ СПИКУЛ—CALCAREA—НОМОСОЕЛА— НЕТЕРОСОЕЛА— НЕХАСТИНЕЛЛИДА—ДЕМОСПОНГИИ—ТЕТРАСТИНЕЛЛИДА—МОНАХОНИДА—СЕРАТОСА—КЛЮЧ К БРИТАНСКИМ РОДАМ ГУБОК	183
--	---------------------

ГЛАВА IX

PORIFERA (ПРОДОЛЖЕНИЕ): РАЗМНОЖЕНИЕ ПОЛОВОЕ И БЕСПОЛОЕ—ФИЗИОЛОГИЯ— РАСПРОСТРАНЕНИЕ—КРЕМНЕВКИ	226
---	---------------------

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

ГЛАВА X

COELENTERATA—INTRODUCTION—CLASSIFICATION—HYDROZOA—ELEUTHEROBLASTEAE— MILLEPORINA—GYMNOBLASTEAE—CALYPTOBLASTEAE—GRAPTOLITOIDEA—STYLASTERINA	245
---	---------------------

ГЛАВА XI

ВОДОРОСЛИ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): TRACHOMEDUSAE—NARCOMEDUSAE—SIPHONOPHORA	288
--	---------------------

глава XII

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): SCYPHOZOA = SCYPHOMEDUSAE	310
---	---------------------

глава XIII

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ЗАГОТОВКА = АСТИНОЗОА—ОБЩИЕ СИМВОЛЫ— ALCYONARIA	326
--	---------------------

глава XIV

ЗАГОТОВКА (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ZOANTHARIA	365
-------------------------------------	---------------------

гребневики

глава XV

ГРЕБНЕВИКИ	412
------------	---------------------

иглокожих

глава XVI

ИГЛОКОЖИХ—ВВЕДЕНИЕ—КЛАССИФИКАЦИЯ—АНАТОМИЯ ЗВЕЗДЫ—СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УЧЕТ ASTEROIDEA	427
---	---------------------

глава XVII

ИГЛОКОЖИХ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ORNITHUROIDEA = ОФИУРЫ [477](#)

глава XVIII

ИГЛОКОЖИХ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ECHINOIDEA = МОРСКИХ ЕЖЕЙ [503](#)

глава XIX

ИГЛОКОЖИХ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): HOLOTHUROIDEA = МОРЕ-ОГУРЦЫ [560](#)

глава XX

ИГЛОКОЖИХ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): PELMATOZOA—CRINOIDEA = МОРЕ ЛИЛИЙ—THECOIDEA—
CARPOIDEA—CYSTOIDEA—BLASTOIDEA [579](#)

глава XXI

ИГЛОКОЖИХ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): РАЗВИТИЕ И ФИЛОГЕНИЯ [601](#)

индекс [625](#)

СХЕМА КЛАССИФИКАЦИИ , ПРИНЯТАЯ В ЭТОЙ КНИГЕ

Названия вымерших групп выделены курсивом.

ПРОСТЕЙШИЕ (стр. 1 , 48).					
САР КО ДИ НА (стр. 51)	Rhizopoda (стр. 51)		Лобоза (стр. 51). Филоса (стр. 52).		
	Фораминиферы (стр. 58)		Allogromidiaceae (стр. 58). Астрохизидовые (стр. 59). Lituolidaceae (стр. 59). Miliolidaceae (стр. 59). Textulariaceae (стр. 59). Хейлостомелловые (стр. 59). Лагеновые (стр. 59). Globigerinidae (стр. 59). Rotaliaceae (стр. 59). Nummulitaceae (стр. 59).		
			Афроторака (стр. 70). Хламидофора (стр. 71). Чалароторака (стр. 71). Десмоторака (стр. 71).		
Радиологярипий (стр. 7)		Португальская = Голландия = Перуанская (стр. 76 , 77)	Спумеллярия = Periphragmella (стр. 76 , 77)	Collodaria (стр. 77)	Collodaria (стр. 77)

5)	)		77).
		Сф ер ол ля р и и (с тр . 77)	Sph aer oid ea (ст р. 77). Pru noi de a (с. 77). Дис ко ид ея (ст р. 77). Larc oid ea (ст р. 77).
		Acantharia = Actipylaea (стр. 76 , 78)	Acti neli da (ст р. 78) . Ака нто ни да (ст р. 78) . Сфе ро фр

		акт а (стр. р. 78) . Пру но фр акт а (стр. р. 78) .
Osc ul os a = M o n ot ry pa st a (с тр . 76)	Nassellaria = Monopylae a (стр. 76, 78)	Nass oid ea (стр. р. 78) . Plect oid ea (стр. р. 78) . Step hoi dea (стр. р. 78) . Spyr oid ea (стр. р. 78) . Botr yoi dea (стр. р. 79) .

		Сурт oid ea (стр. р. 79) .	
	Феодария = Cannopylaea = Tripylaea (стр. 76, 79)	Фео цис ти на (стр. р. 79) . Фео сф ер ия (стр. р. 79) . Фео гро ми я (стр. р. 79) . Фаэ оК он чия (стр. р. 79) .	
	Протеомуха (стр. 88)	Мух oid ea (стр. р. 89)	Zoosporeae (стр. 89). Азооспори и (стр. 89).
		Каталлакта (стр. 89).	
	Мицетозои (стр. 90)		Acrasie ae (стр.

	90). Filoplas modie ae (стр. 90). Миксо мицет ы (стр. 90 , 91).
--	---

	Телоспори дии (стр. 97)	Greg ari nid ace ae (ст р. 97 , 98)	Schizog regari nidae (стр. 97). Aceph linida e (стр. 97). Dicysti dae (стр. 97).
--	--	--	---

СПО
РО
ЗО
ИД
Ы
(стр.
р.
[94](#))

Сос cid ias ea e (ст р. 97 , 99)	Coccidii dae (стр. 97 , 99). Haemos porida e (стр. 97 , 102). Ацисто спори ды (стр. 97 , 102).
Неоспорид ии (стр. 97)	Миксоспорид иевые (стр. 98 , 106). Actinomyxidiac eae (стр. 98). Sarcosporidiac eae (стр. 98 , 108).

ЖГУТИКОВЫЕ (стр. 109)		Пантостоматы (стр. 109).
Protomastigaceae (стр. 110)	Distomatidae	(стр. 110).
	Oikomonadidae	(стр. 111).
	Bicoecidae	(стр. 111).
	Craspedomonadidae	(стр. 111 , 121).
	Phalangeridae	(стр. 111).
	Monadiidae	(стр. 111).
	Bodonidae	(стр. 111).
	Amphimonadidae	(стр. 111).
	Trimastix	(стр. 111).
	Polymastix	(стр. 111).
	Trichon	

	ymphi dae (стр. 111 , 123). Opalini dae (стр. 111 , 123).
Chry so mo na dac eae (стр. 11 0 , 12 5)	Coccoli thoph oridae (стр. 114).
Cryptomonadaceae (стр. 110).	
Volv osa cea e (стр. 11 0 , 11 1)	Chlamy domo nadid ae (стр. 111 , 125). Volvoci dae (стр. 111 , 126).
Хлоромонадовые (стр. 110). Эвгленовые (стр. 110 , 124). Силикофлагелляты (стр. 110 , 114). Цистофлагелляты (стр. 110 , 132). Динофлагелляты (стр. 110 , 130).	

ИН ФУ ЗО РИ И (стр. 13 6)	Инфуз ории (стр. 137)	Гол ос ем ен н ые (с тр. 13 7 15 2). Asp iro tri ch ac ea e (с тр. 13 7 15 3). Het er otr ich ac ea e (с тр. 13 7 15 3). Olig otr ich ac ea e (с тр. 13 7 15
---	---	---

PORIFERA (стр. 163).					
	Клас с.	Подкл асс.	Порядо к.	Семь я.	Подсе мейс тво.
MEGAMASTICOTORA (стр. 183 , 184)	Calcareata (стр. 18 , 14)	Homocoela (стр. 185)		Leucosoleniidae (стр. 185). Clathrinidae (стр. 185).	
		Heterocoela (с. 187)		Sycettidae (с. 187). Grantiidae (стр. 192). Heteropidae (стр. 192).	

		5). Hypotracheae (стр. 137 , 138). Peritrichaeae (стр. 138 , 155).
Suctoria = Щупальцеобразные (стр. 158).		

				Амфориск иды (стр. 192).
				Dia lyt in ae (с тр . 192).
				Lit ho ni na e (с тр . 193).
				Phar etro nid ae (стр. 192)
				Astrosclerid ae (стр. 194).
				Myxospongiae (стр. 196).
				Amphidiscophora (стр. 203).
				Hexasterophora (стр. 203).
				<i>Receptaculiti dae</i> (стр. 207).
				ОКТАКТИНЕЛЛИДЫ (стр. 208).
				ГЕТЕРАКТИНЕЛЛИДЫ (стр. 208).
				Tetractinellida (П. 211 , 212)
				Choristida (стр. 212).
				Lithistida (ПП. 212 , 215).
				Halichondrina (стр. 217).
				Monaxo
				De mo sp on gia e (стр. 209)
				He xa ct in el li da (с тр . 197)
				MIC RO MA STI CT OR A (стр. 183 , 195)

nida (пп . 211 , 216)	Spintharophora (стр. 217).	
Ceratosa (стр. 211 , 220)	Dictyosera tin a (стр. 220)	Spongidae (стр. 220). Spongelidae (стр. 220).
	Дендроцератина (стр. 220 , 221).	

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (стр. 243).					
Класс.	Поря док.	Подза каз.	Семья.	Подсе мейс тво.	
	Элеутеробластия (стр. 253).				
	Миллепорина (стр. 257).				
HYDROZOA (стр. 249)	Gymnoblastea (Anthomedusae) (стр. 262)		Bougainvilliidae (стр. 269).		
			Podocorynidae (стр. 270).		
			Clavatellidae (стр. 270).		
			Кладонемиды (стр. 270).		
			Tubulariidae (стр. 271).		
			Ceratellidae (стр. 271).		
			Pennariidae (стр. 272).		
			Corynidae (стр. 272).		
			Клавиды (стр. 272).		
			Тиариды (стр. 273).		
			Corymorphidae (стр. 273).		
			Hydrolaridae (стр.		

	273). Monobrachiidae (стр. 274). Myriothelidae (стр. 274). Pelagohydridae (стр. 274).
Calyptribla stea (Leptome dusae) (стр. 275)	Aequoreidae (стр. 278). Thaumantiidae (стр. 278). Canotidae (стр. 278). Sertulariidae (стр. 278).
Plu mu lari ida e (ст р. 279)	Eleutheropl ea (стр. 279). Статоплея (стр. 279).
	Hydroceratinidae (стр. 279). Campanulariidae (стр. 280). Eucoridae (стр. 280). <i>Dendrograptidae</i> (стр. 281).
<i>GRAPTOLITOIDEA</i> (стр. 281)	<i>Monoprionidae</i> (стр. 282). <i>Diprionidae</i> (стр. 282). <i>Retiolitidae</i> (стр. 282).
	<i>Stromatoporidae</i> (стр. 283).
Stylasterina (стр. 283)	Stylasteridae (стр. 285).
Трахомедузы (стр. 288)	Olindiidae (стр. 291). Petasidae (стр. 294). Trachynemidae

			(стр. 294). Pectyllidae (стр. 294). Agauridae (стр. 294). Geryoniidae (стр. 295).	
			Cunanthidae (стр. 296). Peganthidae (стр. 296). Aeginidae (стр. 296). Solmaridae (стр. 296).	
			Mo no ph yi da e (с т р . 306)	Sphaeronecti nae (стр. 306). Cymbonectin ae (стр. 306).
Sip ho no ph or a (стр. п. 297)	Calyc oph ora e (стр. п. 305)	Dip hy id ae (с т р . 306)	Am phi car yo nin ae (стр. п. 306) Pray ina e (стр. п. 306) Des mo ph yin ae (стр. п.	Opp osit ae (стр. п. 306)

	30 7) Step ha no ph yin ae (стр. п. 30 7)	
	Gale ola rin ae (стр. п. 30 7) Di ph yo psi na e (стр. п. 30 7) Abyl ina e (стр. п. 30 7)	Supe rpo sita e (стр. п. 307)
	Polyphyidae (стр. 307).	
Phy so ph ora e (стр. п. 30 7)	Phys one ctid ae (стр. п. 307)	Agalminae (стр. 307). Аполемина е (стр. 307). Physophori nae (стр. 308).
	Auronectidae (стр. 308).	

Rhizophysaliidae (стр. 308). Chondrophoridae (стр. 308).				
SCY PH OZ OA = SC YP HO ME DU SA E (стр р. 249 , 310)	Cubomedusae (стр. 318)		Charybdeidae (стр. 318). Chirodropidae (стр. 319). Tripedaliidae (стр. 319).	
	Stauromedusae (стр. 320)		Lucernariidae (стр. 320). Depastridae (стр. 321). Stenoscyphidae (стр. 321).	
	Coronata (стр. 321)		Periphyrellidae (стр. 322). Ephyropsidae (стр. 322). Atollidae (стр. 322).	
	Discophora (стр р. 323)	Semaeostomata (стр р. 323)	Pelagiidae (стр. 323). Cyanaeidae (стр. 324). Ulmaridae (стр. 324).	
		Rhizozootica (стр р. 324)	Cassiopeidae (стр р. 324)	= Arcadomyaria (стр. 324).
Цефеиды (стр р. 324)			= Radiomyaria (стр. 324).	
		Rhiz	=	

Класс.	Подкласс.	Сорт.	Порядок.	Подзакл.	Семья.
АНТ ОЗ ОА = АС ТИН ОЗ ОА (стр. р. 249 , 326	Ал у о н а ри а (стр. р. 32 9)	Protoalcyonacea (стр. 342)			Hai me ida e (стр. р. 342)
		Syn alc yo na ce	Stolonifera (стр. 342)		Co rn ula rii

ost om ati dae (стр. р. 325)	Cyclo myari a (стр. 325).
Lych nor hiz ida e (стр. р. 325)	
Lept obr ach iid ae (стр. р. 325)	
Cato styl ida e (стр. р. 325)	

)

a (стр. 34 2)		da e (стр. р. 34 4). Clav ula rii da e (стр. р. 34 4). Tubi po rid ae (стр. р. 34 4). <i>Фав</i> <i>ор</i> <i>ит</i> <i>ыд</i> <i>аэ</i> (стр. р. 34 4).
	Ценотекал ии (стр. 344)	<i>Heli</i> <i>olit</i> <i>ida</i> <i>e</i> (стр. р. 34 6). <i>Heli</i> <i>op</i> <i>ori</i> <i>da</i> <i>e</i> (стр. р. 34 6). <i>Cocc</i>

	ose rid ae (стр. р. 34 6). Тек ид ы (стр. р. 34 6). Cha ete tid ae (стр. р. 34 6).
Alcyonacea (стр. 346)	Xeni ida е (стр. р. 34 8). Тел ест ид ы (стр. р. 34 8). Coel og org iid ae (стр. р. 34 9). Alcy oni ida е

		(ст р. 34 9). Неф ти ды (ст р. 34 9). Siph on og org iid ae (ст р. 34 9).
Горг она цей (ст р. 350)	Псе вд ак со н и и (с тр . 35 0)	Bria rei da e (ст р. 35 0). Scle rog org iid ae (ст р. 35 1). Meli tod ida e (ст р. 35 1). Cor alli ida e

		(ct p. 35 2).
		Isid ae (ct p. 35 3).
		Pri mn oid ae (ct p. 35 4).
		Chr yso gor gii da e (c. 35 5).
	Axi fe ra (c tp . 35 3)	Mur ice ida e (c. 35 5).
		Plex aur ida e (ct p. 35 6).
		Gor go nii da e (ct p. 35

	6). Гор го не лл ид ы (ст р. 35 7).	
Pen na tu la ce ae (с тр . 35 8)	Pen nat ule ae (ст р. 36 1)	Pter oei did ae (ст р. 361). Penn atul ida e (ст р. 361). Virg ula riid ae (ст р. 362).
	Spic ata e (ст р. 36 2)	Funi culi nid ae (ст р. 362). Anth opt ilid ae (ст р. 362

	). Kop hob ele mn oni dae (ct p. 362). Umb ellu lida e (ct p. 362).
--	---

Verticilladeae (ctp. [363](#))

Reni lle ae (ct p. 363	Reni llid ae (ct p. 363
---	--

Veretilleae (ctp. [364](#))

Zoantharia (ctp. 329 , 365)	Edwardsiidae (ctp. 375)	Edw ard siid ae (ct p. 377). Prot ant hei dae (ct p. 377).
---	---	---

Actinia	Actinia	Halima
---------	---------	--------

(ст р. 377)	(ст р. 380)	pi da e (ст р. 380). Acti nii da e (ст р. 381). Sag art iid ae (ст р. 381). Али чи дэ (ст р. 382). Phy lla cti da e (ст р. 382). Бун од ид ы (ст р. 382). Min ya di
---------------------------------------	------------------------------------	--

		da e (CT p. 38 3).
	Stich oda ctyl ina (c. 38 3)	Cor alli m or ph ida e (c. 38 3).
		Disc os o ma tid ae (CT p. 38 3).
		Rho da cti da e (CT p. 38 3).
		Tha las sia nt hi da e (CT p. 38 3).

Mad rep ora ria (ст р. 38 4)		<i>Cyat ho phy llid ae</i> (ст р. 39 4).
		<i>Cyat hax oni ida e</i> (ст р. 39 4).
		<i>Cysti phy llid ae</i> (ст р. 39 4).
	Ent oc ne ma ria (ст р. 39 4)	Mad rep ori dae (ст р. 39 5).
		Pori tid ae (ст р. 39 6).
	Цик ло кн ем ар ия (ст р. 39	<u>Аро</u> <u>ros</u> <u>a</u> (ст р. 39 7).
		Tur bin

7)	olii dae (стр. р. 39 8) Ocul ini dae (стр. р. 39 9) Astr aei dae (стр. р. 39 9) A. Gem mant es (стр. 400) A. Fissi para ntes (стр. 400) Troc hos milia cea (Под семе йств о) (стр. 401) Poci llo por ida e (стр. р.
--------------------	--

	40 1)
	<u>Фу</u> <u>нга</u> <u>це</u> <u>я</u> <u>(сг</u> <u>р.</u> 40 2). Plesi ofu ngi ida e (сг р. 40 3) Fun gii dae (сг р. 40 3) Cycl ose rid ae (сг р. 40 4) <i>Plesi</i> <i>opo</i> <i>riti</i> <i>dae</i> (сг р. 40 4) Eup sa m mii dae (сг р.

404)	
Zoanthidea (стр. 404)	Zoanthidea (стр. 404). <i>Zoanthentidea</i> (стр. 406).
Antipathidea = Антипатии (стр. 407)	Antipathidea (стр. 408). Leopathidea (стр. 409). Dendrobranchiida (стр. 409).
Cerianthidea	

ГРЕБНЕВИКИ(стр. [412](#)).

Класс.	Поря док.	Семья.
TEN TA CU LA TA (стр. р. 417)	Cy di p pi d e a (с т р. 417)	Mer ten sii da e (стр. р. 417). Calli ani rid ae (стр. р. 417). Pleu ro bra chi ida e (стр. р. 418).
	Lo b at a (с т р. 418)	Les ue uri ida e (стр. р. 419). Boli nid ae (стр. р. 41

	9). Deio pei da e (сг р. 41 9). Eur ha mp ha eid ae (сг р. 41 9). Euc har ida e (сг р. 42 0). Mne mii da e (сг р. 42 0). Кал ym mi da e (сг р. 42 0). Ocy roi da e (сг р.
--	--

	420).
Cestodea (стр. 420)	Cestidae (стр. 420).
Platyctenaea (стр. 421)	Ctenoplanae (стр. 421). Целопланиды (стр. 422).

NUDA (стр. 423)	Beroidea (стр. 423).
--	---------------------------------------

ИГЛОКОЖИЕ (стр. [425](#)).

Подтип	Класс	Порядок	Подзаклад	Семья	Подсемейство
ELEUTHERA	Asster	Spinulosa (стр. 461 , 462)		Echinasteri	dae (стр. 462).

RO ZO A (стр. 430)	oidae (стр. 430 , 431)		Solasteridae (стр. 462). Asterinidae (стр. 463). Poraniidae (стр. 464). Ganeriidae (стр. 464). Mithrodiidae (стр. 464).
		Velata (стр. 461 , 464)	Pythonasteridae (стр. 464). Myxasteridae (стр. 464). Pterasteridae (стр. 466).
		Paxillosa (стр. 461 , 466)	Archasteridae (стр. 466). Astropectinidae (стр. 467). Porcellanasteridae (стр. 470).
		Valvata (стр. 461 , 471)	Linckiidae (стр. 471). Pentagonasteridae (стр. 471). Gymnasteridae (стр. 471). Antheneidae (стр. 471). Pentacerotidae (стр. 471).
		Forcipulata (стр. 462 , 473)	Asteriidae (стр. 473). Heliasteridae (стр. 474). Zoroasteridae

		ае (стр. 474).
		Стихастериды (стр. 474).
		Pedicellasteridae (стр. 474).
		Brisingidae (стр. 474).
	Streptophiurae (стр. 494)	
Офиуридные ее а (стр. 431 , 477)	Zygophiurae (стр. 494 , 495)	Ophiolepididae (стр. 495).
		Амфиуридае. (стр. 497).
		Ophiocomidae (стр. 499).
		Ophiothricidae (стр. 499).
	Cladophiurae (стр. 494 , 500)	Astroschemidae (стр. 501).
		Trichasteridae (стр. 501).
		Euryalidae (стр. 501).
	Echinoidae (стр. 431 , 503)	Endocyclidae (стр. 529 , 530)
		Cidaridae (стр. 533).
		Echinothuridae (стр. 535).
		Saleniidae (стр. 537).
		Arbaciidae (стр. 538).
		Diadematidae (стр. 538).
		Echinidae (стр. 539)
		Temnopleurinae (стр. 539)

		539). Echi nin ae (ст р. 539).	
		Protoclypeastroidea (стр. 548).	
	Eucl уре astr онд ея (ст р. 549)	Fibularidae (стр. 549). Echinanthid ae = Clypeastrid ae (стр. 549). Laganidae (стр. 549). Scutellidae (стр. 549).	
Кли пе ас тр ой да а (ст р. 52 9 , 54 2)		Echi no ni da e (ст р. 55 3) Nuc leo lid ae (ст р. 55 4) Cas sid uli da e (ст р. 55 4)	Aste rna ta (ст р. 55 4).
	Spatangoide a (стр. 529 , 549)		
	Ana nch	Ster na	

yti dae (ср р. 55 4) Pala eos to ma eati dae (ср р. 55 4) Spat ang ida e (ср р. 55 4) Bris sid ae (ср р. 55 6)	ta (ср р. 55 4).
	<i>Archaeo</i> <i>cidarid</i> <i>ae</i> (срр. 557). <i>Meloniti</i> <i>dae</i> (срр. 557). <i>Tiarechi</i> <i>nidae</i> (срр. 557). <i>Holecty</i> <i>poidea</i> (срр. 558). <i>Echinoc</i> <i>onidae</i>

	(стр. 558). <i>Collyritidae</i> (стр. 559).
--	---

Holothuridea (стр. 431 , 560)	Aspidochirota (стр. 570). Elasipoda (стр. 571). Пелаготурида (стр. 572). Дендрохирота (стр. 572). Молпадиида (стр. 575). Синаптида (стр. 575).
--	---

PELMAZOA (стр. 430 , 579)	Crinoidae (стр. 580)	Hyocrinidae (стр. 590). Rhizoocrinidae (стр. 590). Pentacrinidae (стр. 591). Голоподид
--	---	---

		A. E. (c тр. 59 2). Co m at uli da e (c тр. 59 4).
--	--	---

ИНАДУНАТА (стр. [595](#)).

Артикулата (стр. [595](#)).

КАМЕРАТА (стр. [595](#)).

THECOIDEA =

EDRIOASTEROIDEA (стр. [580](#), [596](#)).

КАРПООБРАЗНЫЕ (стр. [580](#), [596](#)).

CYSTOIDEA (стр. [580](#), [597](#)).

BLASTOIDEA (стр. [580](#), [599](#)).

ПРОСТЕЙШИЕ

АВТОР МАРКУС ХАРТОГ, МАГИСТР, ТРИНИТИ-КОЛЛЕДЖ (D.Sc. Лондон)

Профессор естественной истории Королевского колледжа в Корке.

ГЛАВА I

ПРОСТЕЙШИЕ—ВВЕДЕНИЕ—ФУНКЦИИ ПРОТОПЛАЗМЫ—ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК—ЖИВОТНЫЕ И РАСТЕНИЯ

Свободная амебоидная клетка.— Если мы рассмотрим под микроскопом фрагмент одного из высших животных или растений, то обнаружим в нем очень сложную структуру. Тщательное изучение показывает, что она всегда состоит из определенных мельчайших элементов принципиально одной и той же природы, которые объединены или сплавлены в "ткани". У растений, где эти структурные единицы были впервые изучены и где их легче распознать, каждая крошечная единица обычно заключена в оболочку или стенку из древесного или бумажного материала, так что все растение представляет собой соты. Каждая отдельная полость сначала называлась "клеткой"; затем этот термин был применен к ограничивающей ее стенке и, наконец, к единице живой материи внутри, оболочка которой получила название "клеточная стенка". В этом современном смысле "клетка" состоит из вязкого вещества, названного Дюжарденом (1835) сначала у животных "саркодом", а позже у растений "протоплазмой"^[1] Фон Модем (1846). После признания его общей природы в обоих королевствах, во многом благодаря Максу Шульце, последний термин возобладал; и он перешел из лексикона биологии в область повседневной жизни. Теперь мы рассмотрим структуру и поведение протоплазмы и клетки в качестве введения к подробному изучению простейших, или, еще лучше, протист,^[2] низших типов живых существ и животных в целом.

Лучше всего мы можем продолжить это исследование не на отдельных фрагментах тканей высших животных, поскольку здесь клетки находятся в необычайно тесной связи со своими соседями в течение жизни; должным образом назначенная работа каждой из них тесно связана с работой других; и это сотрудничество настолько натренировало и особым образом модифицировало каждую клетку, что искусственное разделение и изоляция вредны для ее благополучия, если не обязательно фатальны для самой ее жизни. Опять же, у растений наличие клеточной стенки во многих отношениях препятствует свободному поведению клетки. Но в крови и лимфе высших животных плавают изолированные клетки, белые тельца или "лейкоциты" гистологии человека, которые, несмотря на их крошечность (1/3000 дюйма). по диаметру), являются во многих отношениях подходящими объектами. Кроме того, в нашей воде, пресной или соленой, мы можем найти похожие свободноживущие отдельные клетки, во многих отношениях напоминающие лейкоциты, но даже лучше подходящие для нашего исследования. Ибо, во-первых, мы можем гораздо легче

воспроизвести под микроскопом нормальные условия их жизни; и, более того, эти свободные организмы часто во много раз крупнее лейкоцита. Такие свободные организмы представляют собой отдельные простейшие и называются общим термином "Амебы". Крупная амеба может достигать в своем наиболее сжатом состоянии 1×100 дюймов или 250 мкм в диаметре,^[3] а у некоторых близкородственных видов (*Pelomyxa*, см. стр. 52) даже в двенадцать раз больше. Если мы поместим амебу или лейкоцит под микроскоп (рис. 1), мы обнаружим, что их форма, поначалу сферическая, вскоре начинает меняться. Чтобы ограничить наше внимание внешними изменениями, отметим, что очертания из круглых вскоре приобретают "островообразную форму" за счет выступа мыса здесь и углубления бухты там. Мыс может увеличиться в полуостров и таким образом расти до тех пор, пока не превратится в новый материк, в то время как старый материк превратится в простой мыс и, наконец, исчезнет. Таким образом, осуществляется ползание.^[4] Выступы называются "псевдоподиями" (= "ложноножки"), а общий характер такого движения называется "амебоидным".^[5]

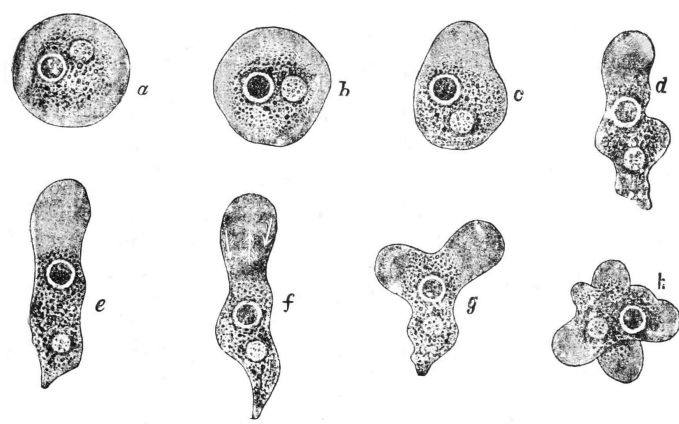


Рис. 1.—Амеба, имеющая прозрачную эктоплазму, зернистую эндоплазму, темное ядро и более светлую сократительную вакуоль. Изменения формы, *a-f*, относятся к *typu A. limax*; *g, h* - к типу *A. proteus*. (Из Verworn.)

Живое вещество, протоплазма,^[6] было названо "желе", однако это слово совершенно неприменимо к нему в его живом состоянии. Оно вязкое, почти полужидкое, и его вполне можно сравнить с очень мягким тестом, которое уже начало подниматься. Это похоже на него тем, что часто имеет несколько пространств, маленьких или больших, заполненных жидкостью (не газом). Их называют "вакуолями" или "альвеолами", в зависимости от их большего или меньшего размера. В некоторых случаях вакуоль пересекают нити плазматического вещества, подобно тому, как мы можем обнаружить такие нити, протянувшиеся через большие пространства очень легкой буханки хлеба; но, конечно, в живой клетке они постоянно претерпевают изменения. Если мы "фиксируем" клетку (*т.е.* убиваем ее внезапным нагреванием или определенными химическими коагулянтами),^[7] и исследуем ее под микроскопом, то промежуточное вещество между вакуолями, которое мы уже видели при жизни, снова оказывается либо мелкочаеистым, либо распущенным в сеть, подобную губчатой. Первая структура называется "пенной" или "альвеолярной", вторая - "сетчатой". Альвеолы имеют диаметр около 1 мкм и при взаимном контакте имеют сфероидальную или многоугольную форму, однако вытянуты радиально к любой свободной поверхности, будь то поверхность самой клетки или альвеолы или вакуоли большего размера. Внутренний слой протоплазмы ("эндоплазма", "эндосарка") содержит также гранулы различной природы, резервные вещества различных видов, масляные шарики и частицы минерального вещества^[8], которые являются продуктами жизнедеятельности и называются "выделительными". В фиксированных образцах видно, что эти гранулы

занимают узлы сети или альвеол, то есть точки, где сходятся две или три границы.^[9] Самый внешний слой ("эктоплазма" или "эктосарка") у живой амебы оказывается бесструктурным и гиалиновым даже в наиболее благоприятных для наблюдения условиях. Показатель преломления живой протоплазмы всегда значительно ниже 1,4, показатель преломления неподвижного и обезвоженного вещества немного превышает 1,6.

Опять же, внутри внешней протоплазмы обнаружено тело с несколько более высокой рефрактерностью и определенными очертаниями, называемое "ядром" (рис. 1, 2). Она имеет определенную "стенку" плазматической природы и вещество, настолько близко напоминающее внешнюю протоплазму по своим свойствам, что мы называем ее "нуклеоплазмой" (также "линином"), различая внешнюю плазму как "цитоплазму"; термин "протоплазма" включает в себя и то, и другое. Внутри нуклеоплазмы находятся гранулы вещества, которое хорошо окрашивается более распространенными красителями, особенно "основными", и которое поэтому было названо "хроматином". Линин обычно расположен в виде отчетливой сети, переходящей в "пристеночный слой" внутри ядерной стенки; сетки пересекают полость, заполненную жидкостью, ядерный сок, и содержат в своем составе гранулы; в то время как в полости обычно обнаруживаются одна или две капли более плотного вещества, называемого "нуклеолами". Они незначительно отличаются по составу от гранул хроматина^[10] (см. стр. [24](#) далее).

Движения лейкоцитов или амеб обычно наиболее активны при температуре около 40 ° C или 100 ° F. Это "оптимальная" температура. Они прекращаются, когда температура падает до точки, "минимума", изменяющегося в зависимости от организма, но никогда не ниже точки замерзания; они возобновляются, когда температура снова повышается до той же точки, на которой они остановились. Если теперь температуру поднять на определенную величину выше 40 °, они прекращаются, но могут возобновиться, если температура не превысила определенную точку, "максимум" (45 ° C - обычный максимум). Если она была поднята до еще более высокой точки, они не возобновятся ни при каких обстоятельствах.

Опять же, небольшой удар электрическим током определит сокращение всех процессов и период покоя в сферическом состоянии. Более слабый удар только остановит движения. Но более сильное потрясение может остановить их навсегда. Мы часто можем отметить связь движений с поверхностью, направленную на поддержание контакта амебы с ней, будь то поверхность твердого вещества или пузырька воздуха в жидкости (см. Также стр. [20](#)).

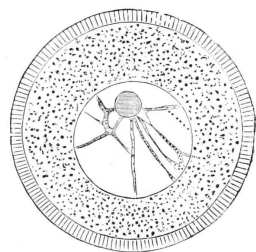


Рис. 2. Яйцеклетка морского ежа с радиально исчерченной клеточной мембраной, цитоплазмой, содержащей гранулы желтка, большим ядром (зародышевым пузырьком) с сетью линина, содержащего гранулы хроматина, и большим ядрышком (зародышевым пятном). (Из "Эмбриологии" Бальфура, по Хертвигу.)

Если в воде создать слабое течение, мы обнаружим, что движения амебы настолько скоординированы, что она движется против течения; это, конечно, должно быть

преимуществом в природе, поскольку удерживает существо на своем месте, против потоков, создаваемых более крупными существами, и т.д. (см. также стр. [21](#)).

При введении веществ, растворимых в воде, амeba, как правило, удаляется от области большей концентрации одних веществ, но приближается к ней (при условии, что она не будет чрезмерной) для других. (См. также стр. [22](#), [23](#).) Мы действительно обнаруживаем, что для веществ последней категории существует минимальная концентрация, ниже которой не наблюдается никакого эффекта, и максимальная, выше которой дальнейшая концентрация отталкивает. Самый простой способ провести такие наблюдения - набрать немного крепкого раствора в капиллярную трубку, запаянную с дальнего конца, и опустить ее открытый конец в воду и дать раствору диффундировать наружу, чтобы этот конец можно было рассматривать как окруженный зонами с постоянно убывающей прочностью. Было обнаружено, что в процессе воспаления (у высших животных) белые кровяные тельца настолько притягиваются источником раздражения, что выползают из капилляров и толпятся по направлению к нему.

Мы не можем представить себе кусок теста, проявляющий какую-либо из этих реакций или им подобных; он может двигаться только пассивно под действием той или иной из известных физических сил, и то только в прямой *количественной* зависимости от работы, которую могут производить такие силы; другими словами, над тестом может быть проделана работа, но оно не может выполнять ее само. Амeba или лейкоцит, напротив, действительно работают. При различных обстоятельствах он движется путем преобразования части своей внутренней энергии из "потенциального" в "кинетическое" состояние, причем соответствующее этому состояние по существу является выделением тепла или работы либо путем расщепления его внутренних веществ, либо путем соединения некоторых из них с кислородом.^[11] Такие из этих изменений, которые связаны с выделением углекислоты, называются "респираторными".

Это высвобождение энергии является "реакцией" на действие, само по себе недостаточное для ее производства; и его уместно сравнить с выстрелом из пушки, где футтонны энергии высвобождаются в результате нажатия нескольких дюймовых гранул на спусковой крючок, или с бесконечно малым нажатием, при котором возникает электрический контакт: высвобождаемая энергия - это та, которая была накоплена в заряде. Эта способность высвобождать накопленную внутри энергию в ответ на относительно небольшой импульс извне называется "раздражительностью"; внешний импульс называется "стимулом". Ответный акт был назван "сократительной способностью", потому что он часто означает очевидное сокращение, но его лучше называть "подвижностью"; а раздражительность, проявляющаяся в подвижности, характерна для всех живых существ, за исключением случаев, когда они находятся во временном состоянии "покоя".

Опять же, в случае с пушкой стрелок после ее разряда должен пополнить ее для будущих действий новым патроном; амeba или лейкоцит могут пополнять запасы — они "питаются". Когда он соприкасается с кусочком подходящего материала, он обволакивает его своими псевдоподиями (рис. 3), и его края сливаются там, где они соприкасаются на дальней стороне, настолько плотно, насколько мы можем соединить края теста вокруг яблока в клетке. Он растворяет все, что может быть растворено — *то есть* он "переваривает" это, а затем поглощает растворенный материал в свою субстанцию, как для замены того, что он потерял в результате своей предыдущей деятельности, так и для снабжения топливом для

будущего высвобождения энергии; этот процесс называется "питанием" и является еще одной характеристикой живых существ.

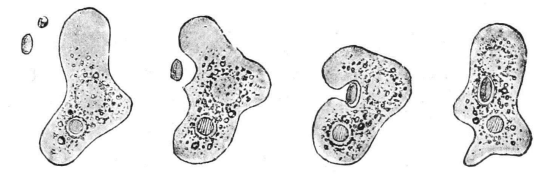


Рис. 3.—Амеба, пожирающая растительную клетку; четыре последовательных стадии проглатывания. (От Verworn.)

Опять же, как второй результат питания, часть потребляемой пищи идет на увеличение живой протоплазмы, причем каждой части, а не только поверхности — она "ассимилируется"; в то время как остальная пища преобразуется в запасы, или потребляется и непосредственно применяется для высвобождения энергии. Таким образом, увеличение массы тела за счет питания происходит двояко: частично это увеличение самой протоплазмы — "ассимиляционный рост", частично это накопление резервов — "накопительный рост": эти резервы, в свою очередь, доступны за счет пищеварения, будь то для будущего истинного роста или для потребления с целью высвобождения энергии для работы клетки.

Мы можем предположить, что наша пушка могла бы иметь автоматическую систему подачи новых патронов после каждого выстрела; но не то, чтобы она могла обеспечить увеличение своего собственного объема, чтобы увеличить калибр и прочность, или даже восстановление своей внутренней поверхности, постоянно стираемой эрозией при выстрелах. Рост — и этот рост "промежуточный", действующий в каждой точке протоплазмы, а не только на ее поверхности, — является характерной чертой всех живых существ на каком-то этапе, хотя в конечном итоге они могут утратить способность расти. В неживой материи вообще не было обнаружено ничего, сравнимого с интерстициальным ростом.^[12]

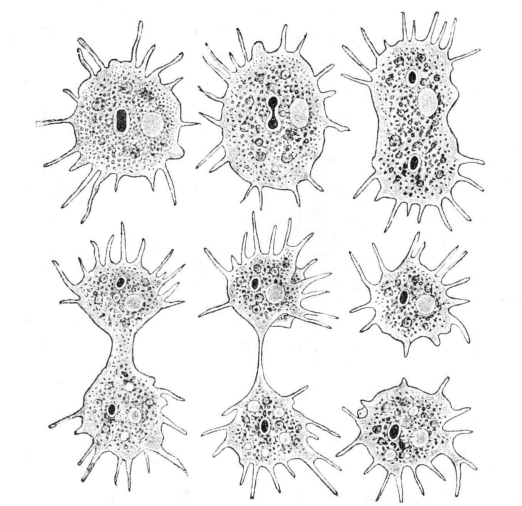


Рис. 4.—Полиподии амебы на последовательных стадиях равного деления; ядро темное, сократительная вакуоль прозрачная. (Из Верворна, в честь Ф. Э. Шульце.)

Опять же, когда амеба вырастает до определенного размера, ее ядро делится на два ядра, а ее цитоплазматическое тело, как мы можем его назвать, удлиняется, сужается посередине так, что принимает форму гантели или бисквита, и две половинки, расползаясь в

противоположных направлениях, разделяются, уступая место соединительной перемычке, образуя две новые амебы, каждая со своим ядром (рис. 4). Это процесс "размножения"; частным случаем является процесс "равного деления" или "бинарного деления". Первоначальная клетка называется "матерью" по отношению к двум новым клеткам, и они, конечно, по отношению к ней являются "дочерьми" и "сестрами" друг другу. Мы должны иметь в виду, что в этом самоотверженном материнстве мать растворяется в своих детях, и само ее существование теряется в их производстве. Вышеперечисленные явления, РАЗДРАЖИТЕЛЬНОСТЬ, ПОДВИЖНОСТЬ, ПИЩЕВАРЕНИЕ, ПИТАНИЕ, РОСТ, РАЗМНОЖЕНИЕ, все они характерны для живых существ на той или иной стадии, хотя один или несколько часто могут временно или постоянно отсутствовать; поэтому их называют "жизненными процессами".

Если, с другой стороны, мы сильно сжимаем клетку, пропускаем через нее очень сильный электрический разряд или сильный непрерывный ток, или подвергаем ее воздействию температуры намного выше 45°C , или воздействию определенных химических веществ, таких как сильные кислоты или щелочи, или спирт, или едкие сублиматы, мы обнаруживаем, что все эти жизненно важные процессы прекращаются раз и навсегда; отныне клетка находится наравне с любым неживым веществом. Такое изменение называется "СМЕРТЬЮ", а "способность к смерти" является одним из наиболее заметных признаков живых существ. Это изменение связано с изменениями механических и оптических свойств протоплазмы, которая теряет свою вязкость и становится непрозрачной после процесса *де* растворения; поскольку содержащаяся в ней вода теперь удерживается только механически в щелях сетки или в полостях пчелиных сот (как мы отмечали выше, стр. 5), в то время как твердое вещество, образующее остаток, имеет показатель преломления немногим более 1,6. Следовательно, она восстанавливает свою полную прозрачность только тогда, когда вода заменяется жидкостью с высоким коэффициентом преломления. индекс, такой как эфирное масло или фенол. Аналогичное изменение может быть произведено путем заливки яичного белка в кипящую воду или абсолютный спирт, и сопровождается теми же оптическими результатами. Изучение поведения свертывающихся коллоидов было недавно изучено Фишером и Харди и оказало нам неоценимую услугу при интерпретации микроскопических проявлений биологических образцов под микроскопом.^[13]

Смерть живого существа находит определенную аналогию в поломке или износе какого-либо механизма; но ни в одном механизме мы не находим разнообразных раздражителей, способствующих благополучию организма (в обычных условиях), или так называемых "автоматических процессов"^[14], которые позволяют живому существу выполнять свои характерные функции, расти и, как мы увидим, даже превращать условия, неблагоприятные для активной жизни и роста, в конечное благо вида (см. стр. 32). В то же время мы полностью осознаем, что в плане снабжения веществом и энергией организм, как и машина, полностью зависит от источников извне. Можно доказать, что баланс должника и кредитора в отношении материи и энергии находится между внешним миром и Высшими Организмами с предельной точностью, которую могут достичь наши инструменты; и мы заключаем, что это справедливо и для Низших организмов. Многие изменения внутри организма можно выразить в терминах химии и физики; но описать их *все* в таких терминах гораздо более невозможно, чем было бы описать многофазную электрическую установку в терминах динамики и гидравлики. И пока, по крайней мере, мы вправе говорить о "жизненных силах".

Живое вещество протоплазмы содержит большое количество воды, по крайней мере, две трети ее массы, как мы видели, в состоянии физического или свободного химического соединения с твердыми веществами: они при смерти дают протеиды и нуклеопротеиды.^[15] Живая протоплазма имеет щелочную реакцию, в то время как жидкость, по крайней мере, в более крупных вакуолях, является кислой, особенно в растительных клетках.^[16]

Метаболизм. Химические процессы, происходящие в организме, называются метаболическими изменениями, и Гаскелл грубо разделил их на (1) "анаболические", при которых более сложные и менее стабильные вещества образуются из менее сложных и более стабильных с поглощением энергии; и (2) "катаболические" изменения, при которых происходит обратное. Анаболические процессы во всех клетках, кроме клеток, содержащих пластиды или хроматофоры (см. стр. 36), протекающие под воздействием света, обязательно подразумевают выделение энергии путем одновременных катаболических изменений в пище или резервах или в самой протоплазме.

Опять же, мы разделили анаболические процессы на "накопительные", когда образующиеся вещества являются просто запасами для будущего использования клетки, и "ассимилятивные", когда вещества идут на построение самой протоплазмы, будь то с целью роста или восстановления.

Катаболические процессы могут включать (1) простое расщепление сложных веществ на более простые или (2) их соединение с кислородом; в любом случае образуются продукты жизнедеятельности, которые могут либо служить организму в виде "выделений" (как желчь у высших животных), либо не иметь дальнейшего применения (как моча). Когда азотистые вещества расщепляются таким образом, они вызывают "выделения", содержащие мочевины, ураты и родственные вещества; другими продуктами катаболизма являются углекислый газ, вода и минеральные соли, такие как сульфаты, фосфаты, карбонаты, оксалаты и т.д., которые, если они не являются нерастворимыми, должны быть немедленно удалены из организма, многие из них вредны или даже ядовиты. Энергия, высвобождаемая протоплазмой, получаемая в результате расщепления другой части того же самого или пищевых материалов или накопленных запасов, должна приводить к образованию отходов жизнедеятельности. Обмен кислорода извне на углекислоту, образующуюся внутри, называется "дыханием" и отличается от простого удаления всех других продуктов жизнедеятельности, называемых "экскрецией". У пресноводной амебы можно изучить оба этих процесса.

Дыхание,^[17] или газообмен, должны, конечно, происходить по всей общей поверхности, но, кроме того, у большинства пресноводных протистов оно сочетается с *выделением* в органе, называемом "сократительной" или "пульсирующей вакуолью" (рис. 1, 4 и т.д.). Эта конкретная вакуоль исключительна по своим размерам и постоянству положения. Видно, что через более или менее регулярные промежутки времени он сокращается и выталкивает свое содержимое через пору; при каждом сокращении он полностью исчезает и медленно восстанавливается, иногда непосредственно, иногда за счет появления переменного числа маленьких "формирующих" вакуолей, которые соединяются вместе, или, как у инфузорий, за счет выхода в него так называемых "питающих каналов". Поскольку эта вакуоль заполнена водой, которая диффундирует через субстанцию, и при растяжении может достигать одной трети диаметра существа, в промежутке между двумя сокращениями количество воды должно быть равно одной двадцать седьмой от общей массы животного, чтобы оно могло выделиться с любыми веществами, которые оно приняло в растворе,

включая не только углекислый газ, но также, как было показано, азотированные отходы жизнедеятельности, связанные с мочевой кислотой.^[18]

Чтобы между клеткой и окружающей средой мог происходить надлежащий обмен, очевидно, что должны существовать определенные пределы соотношения объема и поверхности, которые нарушаются при росте и которые мы изучим ниже (стр. 23 и далее).

Протисты, обитающие в воде, погибают в результате "диффузии" или "гранулярной дезинтеграции" при ранении, раздавливании, иногда после чрезмерной электрической стимуляции или контакта со щелочами или кислотами, слишком слабыми, чтобы коагулировать их. В ходе этого процесса протоплазма распадается с поверхности внутрь на массу гранул, большинство из которых в конечном итоге сами растворяются. Если повреждение представляет собой локальный разрыв наружной пленки или кутикулы, в месте повреждения образуется вакуоль, которая растет и растягивает вышележащую цитоплазму, которая в конечном итоге разрывается: стенки вакуоли разрушаются; и это продолжается, как описано выше. Инфузории инфузорий особенно подвержены этому процессу распада, часто называемому "диффузией", который, неоднократно описанный ранними наблюдателями, недавно был подробно изучен Верворном. Здесь мы имеем дело со смертью в результате "растворения", в то время как при "фиксации" протоплазмы для микроскопических процессов мы стремимся обеспечить смерть в результате "разложения", чтобы сохранить как можно больше поздней живой материи. Не кажется невероятным, что необычный контакт с водой определяет образование зимазы, которая воздействует на само живое вещество.

Мы предположили^[19], что одной из функций сократительной вакуоли у голых пресноводных протистов является обеспечение регулярного отвода воды, постоянно поглощаемой кристаллоидами в протоплазме, и, таким образом, сдерживание тенденции к образованию нерегулярных разрывных вакуолей и гибели в результате диффузии. Это подтверждается тем фактом, что у голофитных пресноводных протист, а также у водорослей и грибов сократительная вакуоль присутствует на молодой голой стадии (зооспоры), но исчезает, как только образуется эластичная клеточная стенка, уравнивающая своим натяжением внутреннее осмотическое давление.

Пищеварение всегда по существу является катаболическим процессом, как в отношении перевариваемого вещества, так и в отношении образования перевариваемого вещества протоплазмой. Перевариваемое вещество называется "зимазой" или "химическим ферментом", и предполагается, что оно образуется в результате частичного распада протоплазмы. В присутствии подходящих зимаз многие вещества распадаются на два или более новых вещества, часто одновременно поглощая элементы воды, и, как говорят, "диссоциируются" или "гидролизуются", в зависимости от обстоятельств. Таким образом, белковые вещества превращаются в очень растворимые вещества, "протеозы" и "пептоны", часто с одновременным или окончательным образованием таких относительно простых тел, как лейцин, тирозин, другие амины и т.д. Крахмал и гликоген превращаются в декстрины и сахара; жиры превращаются в жирные кислоты и глицерин. Именно эти продукты пищеварения, а не собственно пищевые материалы (за исключением некоторых очень простых сахаров), на самом деле поглощаются протоплазмой, будь то для ассимиляции, накопления или для прямого высвобождения энергии для жизненно важных процессов организма.

Не только пища извне, но и запасы, сформированные и хранимые самой протоплазмой, должны быть переварены какой-либо зимазой, прежде чем они смогут быть использованы клеткой. Во всех случаях использования резервных веществ, которые были исследованы, было обнаружено, что зимаза образуется самой клеткой (или иногда, в сложных организмах, ее соседями); поскольку после уничтожения клетки, в которой происходит процесс, механическими средствами или алкоголем процесс переваривания может быть продолжен в лаборатории.^[20] Основное пищеварение всех протист, питающихся животными, того же типа, что и в наших собственных желудках, известно как "пептическое" пищеварение: оно предполагает одновременное присутствие кислоты, и Ле Данте и мисс Гринвуд обнаружили, что содержимое пищевых вакуолей, в которых происходит пищеварение, содержит кислую жидкость. Сам фермент-пепсин был выделен Крукенбергом из миксомицета "Цветы загара" (*Варианты фулиго*, стр. 92), а профессором Огастесом Диксоном и автором из гигантской многоядерной амёбы, *Pelomyxa palustris* (стр. 52).^[21] Подробности хватания пищи будут рассмотрены в рамках нескольких групп.

Два способа анаболизма — истинная "ассимиляция" в самом строгом смысле и "накопление" — иногда могут протекать одновременно, при этом определенная доля пищевого материала поступает в протоплазму, а остальное, после учета отходов, превращается в запасы.

Движения все требуют катаболических изменений, и теперь мы переходим к их более подробному рассмотрению.

Движения амебоидной^[22] клетки бывают двух видов: "расширение", приводящее к образованию и увеличению выростов, и "сжатие", приводящее к их уменьшению и исчезновению в пределах общей поверхности.^[23] Расширение, вероятно, происходит из-за уменьшения поверхностного натяжения в точке роста, сжатие - из-за увеличения поверхностного натяжения. Верворн считает, что это связано соответственно с соединением кислорода в среде с протоплазмой, уменьшающим поверхностное натяжение, и эффектом соединения с веществами изнутри, особенно из ядра, увеличивающим его. Помимо этих внешних движений, существуют внутренние движения, обнаруживаемые содержащимися в них гранулами, которые свободно перемещаются внутри более текучей среды. Те протисты, которые, хотя и демонстрируют амебоидные движения, не имеют прозрачного внешнего слоя, такие как радиолярии, фораминиферы, гелиозои и т.д., демонстрируют это струение даже на поверхности, гранулы перемещаются вверх и вниз по псевдоподиям со скоростью, намного превышающей движения самих этих органов. В этом случае протоплазма смачивается средой, которой нет там, где есть прозрачный внешний слой: он ведет себя как жирная пленка.

Подвижные органы.—Протоплазма часто демонстрирует движения гораздо более узкоспециализированные, чем простое расширение или втягивание отростков или общее изменение формы, наблюдаемое у амёбы. Если мы представим себе деятельность клетки, сосредоточенную на определенных частях, мы вполне можем предположить, что она будет одновременно более точной и энергичной, чем мы видим ее у амёбы или лейкоцита. В некоторых свободно плавающих клетках, таких как отдельные клетки, известные как "жгутиконосцы", репродуктивные клетки низших растений или мужские клетки ("сперматозоиды") растений, таких высоких, как папоротники, и даже высших животных, происходит расширение клетки в один или несколько удлиненных плетевидных отростков,

называемых "жгутиками", которые, ударяясь о воду в возвратно-поступательном или спиралевидном ритме, заставляют клетку перемещаться по ней; или, если клетка прикреплена, они создают в воде течения, которые выносят частицы пищи на поверхность. из клетки для приема внутрь. Такие жгутики действительно можно рассматривать в некоторых случаях как модифицированные псевдоподии. В других случаях часть или вся поверхность клетки может быть покрыта правильно расположенными короткими нитями аналогичной активности (называемыми "ресничками" из-за их сходства с миниатюрной ресничкой), которые, однако, вместо того, чтобы закручиваться, резко изгибаются вниз к поверхности и медленно восстанавливаются; движение воздействует на реснички последовательно, волнообразно, в определенном направлении и вызывает, подобно жгутикам, либо передвижение клетки, либо токи в среде. Мы можем лучше всего представить их действие, вспомнив волны сгибания и восстановления стеблей кукурузы на продуваемом ветром поле; если бы теперь стебли кукурузы сами выполняли эти движения, они бы определяли в воздухе над головой движение, подобное дуновению ветра, в направлении волн (рис. 5).^[24] Такие реснички нередки на тех клетках даже высших животных, которые, подобно мозаике, покрывают свободные поверхности ("клетки эпителия"). У нас самих такие клетки выстилают, например, трахею. Одна группа простейших, "инфузории", представляют собой, как следует из их названия, чистые реснитчатые клетки.



Рис. 5.—Движение ряда ресничек в профиль. (С фотографии Verworn.)

Движения ресничек и жгутиков, вероятно, также обусловлены изменениями поверхностного натяжения — попеременно с одной и другой стороны реснички, но проходящие по кругу последовательно в жгутике,^[25] вызывая коническое вращение, подобное вращению утяжеленной нити, которую наматывают вокруг головы. Это движение, однако, сильнее всего проявляется в более толстой прикорневой части, которая приобретает спиралевидную форму, подобную штопору с несколькими витками, в то время как тонкая ресничка на кончике может казаться даже слегка вытянутой, как острие штопора. Если кончик жгутика прилипает, как это иногда бывает, к какому-либо предмету, движения вызывают рывковые движения, которые в данном случае являются возвратно-поступательными, а не вращательными. Когда организм свободен, жгутик обычно находится впереди, а клетка следует за ним, одновременно вращаясь вокруг своей продольной оси; такой передний жгутик, называемый "трактеллумом", является распространенной формой у протист, которые обладают единственным жгутиком (рис. 29, 7, 8; 30, В). У сперматозоидов высших животных (и некоторых спорозоидов) жгутик расположен сзади и называется "пульселлум".

Ресничку или жгутик часто можно проследить на определенное расстояние в веществе цитоплазмы, чтобы оканчиваться точкой из более плотной, легко окрашивающейся плазмы, которая соответствует "центросоме" или центру плазменных сил (см. Ниже, стр. [115](#), [121](#), [141](#)); ее называли "блефаропластом".^[26]

Опять же, цитоплазма может иметь дифференцированные в ней определенные полосы особо сократительного характера; такие полосы в ее веществе называются "мионемами"; фактически это мышечные *фибриллы*. "Мышечная клетка" у высших животных - это клетка, протоплазма которой почти полностью модифицирована таким образом, за исключением

небольшой части зернистой цитоплазмы, покрывающей ядро и выполняющей в основном питательную функцию.

Определенные мышечные волокна в процессе действия укорачиваются и в то же время становятся толще. Представляется вероятным, что они содержат удлинённые вакуоли, и что их содержимое варьируется, так что, когда они имеют повышенный осмотический эквивалент, вакуоли поглощают воду, увеличиваются и имеют тенденцию становиться более сферическими, *т.е.* короче и толще, и поэтому фибрилла укорачивается в целом. Расслабление было бы вызвано диффузией наружу из раствора осмотически активных веществ, которые вызывали расширение.^[27]

The **Подвижные реакции** простейших^[28] требуют изучения с другой точки зрения: они либо (1) "спонтанны" или "произвольны", как мы можем сказать, либо (2) реагируют на какой-либо стимул. Последний вид мы рассмотрим в первую очередь, так как они характерны для всех свободных клеток. Стимулы, вызывающие движения ответного характера, следующие: (i.) МЕХАНИЧЕСКИЕ: такие как возбуждение и контакт; (ii.) сила тяжести или ЦЕНТРОБЕЖНАЯ СИЛА; (iii.) течения в воде; (iv.) лучистая ЭНЕРГИЯ (СВЕТ); (v.) изменения ТЕМПЕРАТУРЫ среды; (vi.) ЭЛЕКТРИЧЕСКИЕ токи через среду; (vii.) присутствие ХИМИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ в среде.

Эти или некоторые из них могут привести к одному из трех различных результатов или их комбинации: (1) одиночное движение или остановка движения; (2) принятие определенного положения; (3) движение определенного характера или направления.

(i) МЕХАНИЧЕСКИЕ РАЗДРАЖИТЕЛИ. Любое внезапное прикосновение к другому телу имеет тенденцию останавливать все движения; и если шок длительный или сильный, следует втягивание псевдоподий. Именно этой реакции мы должны приписать втянутое состояние псевдоподий большинства ризоподий, когда их впервые помещают на предметное стекло и закрывают для микроскопического исследования. Свободно плавающие протисты могут после удара о любое тело либо оставаться в контакте с ним, либо, после паузы, *изменить* свое движение, перевернуться и уплыть прямо прочь. Эта комбинация движений характерна как реакция на то, что мы можем назвать "отталкивающими" стимулами в целом.^[29] Другой механической реакцией является реакция на непрерывный контакт с твердым телом; и поверхностная пленка воды, либо на свободной поверхности, либо вокруг пузырька воздуха, может играть роль твердого тела в его возбуждении; мы называем это "тигмотаксией" или "стереотаксией". При положительном значении это определяет движение по поверхности, или скольжение вдоль нее, или просто остановку движения и продление контакта; при *отрицательном* за контактом следует отступление существа. Таким образом, *парамеции* (рис. 55, стр. 151) и многие другие инфузории скапливаются вокруг твердых частиц или масс органического мусора в воде, которые действительно служат им пищей. При контакте клетка перестает двигать своими ресничками, за исключением ресничек ротовой канавки; поскольку они оттягиваются назад, они удерживают передний конец в тесном контакте с твердым веществом, в то же время вызывая обратный поток вниз по канавке, который может приносить мельчайшие частицы из массы.

(ii.) Большинство живых существ способны удерживать свой уровень в воде, плавая или ползая вопреки силе тяжести, и они реагируют на центробежную силу той же силой. Этот способ раздражимости называется (отрицательной) "геотаксией" или "баротаксией". Мы можем оценить силу сопротивления такой силе с помощью вращающейся машины,

поскольку, когда ускорение превышает сопротивление, стимулированное таким образом у существ, они пассивно направляются к стенкам сосуда. Жгутиконосцы, *эвглена* и *хламидомонады*, начинают мигрировать к центру под воздействием центробежной силы, примерно равной $\frac{1}{2} G$ ($G = 32,2$ г/с или 982 см в секунду); они остаются в центре, пока центробежная сила не увеличится до 8 G; при превышении этого значения они поддаются силе и пассивно расходятся в стороны. Реакция прекращается или обращается вспять при высоких температурах.

(iii.) РЕОТАКСИЯ.— Это тенденция двигаться против течения в текущей воде. Это проявляется у большинства протистов, и его удобно изучать на крупных амебоидных плазмодиях миксомицетов, которые ползают против течения по влажным полоскам фильтровальной бумаги, по которым стекает вода. Большинство животных, даже высших групп, склонны реагировать таким же образом; энергичное плавание рыб вверх по течению резко контрастирует с их медлительностью в обратном направлении; и каждый изучающий жизнь в пруду знает, как мелкие ракообразные и коловратки, не в меньшей степени инфузории, уплывают от потока жидкости, попадающего в погружную трубку, и таким образом избегают поимки. (См. Том II. стр. 216.)

(iv.) На движения многих простейших сильно влияет СВЕТ. Эти движения были разделены на "фотопатические", т.е. к положению наибольшей яркости или от него; и "фототаксические", вдоль прямого пути лучей.^[30] Те простейшие, которые содержат часть своей цитоплазмы, известную как "пластида" или "хроматофор" (см. стр. 36, 39), окрашенную зеленым или желтым пигментом, обычно являются "фототаксическими". В основном они имеют на переднем конце красное пигментное пятно, которое служит органом зрения и известно как "глазное пятно". При рассеянном свете низкой интенсивности они не проявляют такой реакции, но при ярком солнечном свете они поднимаются на поверхность и образуют там зеленую или желтую пену.

Большинство бесцветных протист отрицательно фототаксичны или фотопатичны; но те, которые паразитируют на цветных, положительно фототаксичны, как и их хозяева.

Здесь, как и в случае с другими стимулами,^[31] значение имеет абсолютная интенсивность света; поскольку, когда она увеличивается с низкой степени, различные организмы, в свою очередь, перестают стимулироваться, и тогда они отталкиваются, а не притягиваются. Наиболее активной частью спектра при определении реакций движения являются фиолетовые и синие лучи с длиной волны от 40 мк/10 до 49 мк/10, в то время как более теплая и менее преломляющая половина спектра инертна, за исключением той части, которая определяет изменения температуры среды.

(v.) Движения многих простейших становятся вялыми из-за холода и активными при повышении ТЕМПЕРАТУРЫ до того, что мы можем назвать "оптимальным"; вид снова становится вялым, поскольку температура продолжает повышаться до определенной точки, когда движения прекращаются, и считается, что существо находится в состоянии "теплового окования". Большинство простейших, опять же, склонны перемещаться в неравномерно нагретой среде в положение, наиболее близкое к их соответствующей оптимальной температуре. Это называется "термотаксисом". Температура, к которой термотаксична амеба, регистрируется как 35 ° C (95 ° F.); у *парамеции* 28 ° C (82 ° F.).

(vi.) Наиболее активные простейшие имеют тенденцию занимать определенное положение по отношению к току ЭЛЕКТРИЧЕСТВА проходящему через среду, и в большинстве случаев, включая большинство инфузорий, *амеб* и *трахеломонад*, они ориентируют свои длинные диаметры в направлении силовых линий и плывут вдоль них, собираясь за катодом. Это явление называется "гальванотаксией", и данная конкретная форма является "негативной". *Опалина* (рис. 41, стр. 123), однако, и большинство жгутиконосцев "положительно гальванотаксичны" и движутся к аноду. Х. Х. Дейл^[32] показал, что это явление, возможно, на самом деле является случаем хемиотаксии, поскольку направление движения меняется в зависимости от природы и концентрации среды. Таким образом, это была бы реакция на "ион", высвобождающийся при контакте с той или иной конечностью существа. Индукционные толчки, как мы видели, если они незначительны, останавливают движения простейших, или если они немного сильнее, вызывают движения сокращения; при достаточной интенсивности они убивают их. По-видимому, не было сделано никаких наблюдений за поведением протисты в электрическом поле. Магнитное поле наивысшей интенсивности, по-видимому, безразлично ко всем протистам.

(vii.) Мы уже упоминали о воздействии растворенных химических веществ, присутствующих в воде. Если вещество само по себе не вредно, а эффект меняется в зависимости от концентрации, мы называем эту реакцию "тонотаксией", которая сочетается с реакцией "хемотаксии" для веществ, которые в слабом растворе являются привлекательными или отталкивающими для существа. *Парамеции*, которые питаются бактериями, организмами гниения, положительно хемотаксичны к растворам углекислого газа, и поскольку они выделяют его при собственном дыхании, их привлекают собратья. Особый случай реакции на газы в растворе называется "аэротаксией" или "пневмотаксией", в зависимости от того, является ли газ кислородом или углекислым газом. Мы находим, что в этом отношении существуют степени, так что смешанная культура жгутиконосцев в органическом настое под прикрытием микроскопического препарата распределяется по зонам различных видов, на разном расстоянии от края свободно аэрируемого пространства, в соответствии с потребностями каждого вида в кислороде и CO₂ соответственно.

Наконец, мы должны отметить, что кажущиеся "спонтанными движения" протистов вряд ли можно объяснить иначе, как вызванными либо *внешними* стимулами, такими, как мы только что изучили, либо *внутренними* стимулами, результатом внутренних изменений, таких как усталость, голод и тому подобное. К последнему виду относятся движения, которые приводят к РАЗМНОЖЕНИЮ.

Размножение.— Мы отмечали выше, что рост организма, *сохраняющего свою форму*, изменяет отношение площади поверхности ко всему объему, столь необходимое для изменений, связанных с жизнью. Ибо объем организма изменяется как куб любого заданного диаметра, тогда как поверхность изменяется только в зависимости от квадрата. Не вдаваясь в арифметические подробности, мы можем сказать, что отношение поверхности к объему уменьшается примерно до четырех пятых от первоначального соотношения, когда ячейка удваивает свой объем. Как указывали Герберт Спенсер и другие, это должно снизить активность клетки, и должное соотношение восстанавливается путем деления клетки на две.^[33] Это объясняет то, что мы должны рассматривать как наиболее примитивный способ размножения, поскольку он самый простой, и который мы называем "делением" на "пределе роста" Спенсера. Другие способы размножения будут изучены позже (стр. 30), после более детального изучения структуры ядра и его поведения при клеточном делении. Любое клеточное деление сопровождается увеличением отходов и, следовательно, носит

катаболический характер, хотя одновременно с этим может происходить *анаболический* рост живой протоплазмы за счет внутренних резервов.

ДЕЛЕНИЕ КЛЕТОК

В обычных случаях деления изолированной клетки клетка удлиняется и при этом, подобно другим вязким телам, сжимается посередине, которая вытягивается в нить и, наконец, уступает место. В некоторых случаях (*например, у амебы*, рис. 4) ядро ранее подвергается аналогичному делению путем простого сжатия, которое называется прямым или "амитотическим" делением. Но обычно деление ядра перед делением клетки является более сложным процессом и включает взаимодействие цитоплазмы; и теперь мы должны подробно изучить ядро и его структуру в состоянии "покоя" и при делении.^[34]

Мы отмечали выше (стр. 6, рис. 2) структура так называемого "покоящегося ядра",^[35] когда клетка выполняет обычные функции своей собственной жизни, с ее стенкой, сетью линина, гранул хроматина и ядрышком или нуклеолами. Гранулы хроматина наиболее многочисленны в два периода жизни клетки: (1) когда она молода и только что закончила деление, и (2) в конце ее жизни, когда она сама готовится к делению. Тем временем их становится меньше, они становятся мельче и окрашиваются менее интенсивно. У многих протист весь или большая часть хроматина плотно агрегирована в центральную "нуклеиновую массу" или *кариосому* суспендированную в лининовой сети (долгое время считавшуюся простой нуклеолой). Такое ядро часто называют "везикулярным ядром".^[36]

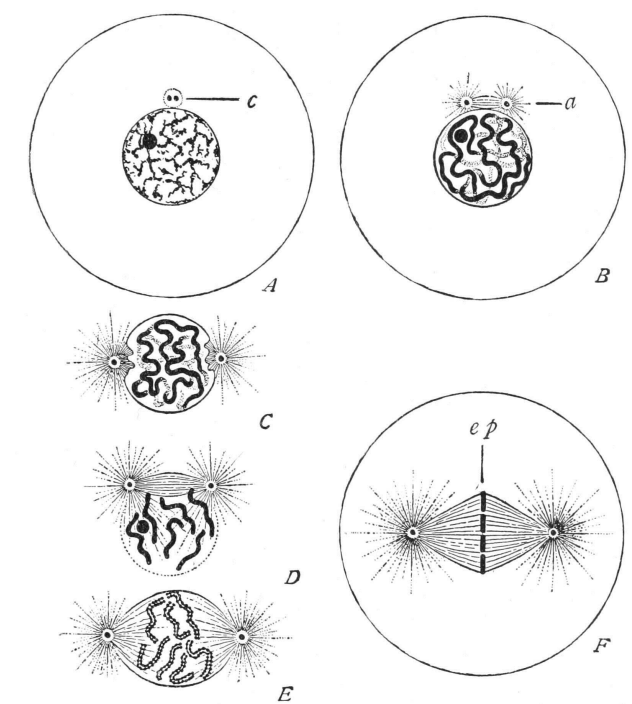


Рис. 6.—Изменения в ядре и клетке при непрямом (митотическом) делении ядра. **А**, покоящееся ядро с двумя центриолями^[37] в одной центросфере (*c*); **В**, центросфера разделена, образуются веретено и две астры (*a*); **С**, центросферы разделены, ядерная стенка исчезает; **Д**, расщепление ядра на хромосомы; **Е**, зрелое плазменное веретено с продольным делением хромосом; **Ф**, хромосомы, образующие экваториальную пластинку (*ep*) хромосом. веретено. (От Уилсона.)

Когда клеточное деление вот-вот произойдет, линин, или, по крайней мере, большая его часть, приобретает вид ряда отдельных нитей, и все гранулы хроматина распределены вдоль них на равных расстояниях (рис. 6, А, Б, В), так что они выглядят как множество нитей бисера. Каждая такая нить называется "хромосомой". Затем каждая бусинка делится в продольном направлении на две. Нить распрямляется в ленту, окаймленную двумя линиями бусин хроматина. Наконец, лента разделяется в продольном направлении на две отдельные нити бисера (рис. 6, Е). Во время этих изменений нуклеола или нуклеолы уменьшаются или даже исчезают, как если бы они внесли свой вклад в рост собственно хроматина. У высших животных и растений ядерная стенка затем исчезает, и становятся очевидными определенные структуры, особенно в цитоплазме многоклеточных организмов. Две крошечные сферы плазмы (сами часто имеющие концентрическую структуру), "центросомы",^[38] которые до сих пор располагались близко друг к другу по бокам ядерной стенки, теперь разделяются; но они остаются соединенными веретеном из прозрачных плазменных нитей (рис. 6, Б-Е), которое по мере расхождения центров оказывается поперек места, занимаемого ядром, и теперь хромосомы лежат примерно на экваторе этого веретена (рис. 6, F). Более того, окружающая цитоплазма демонстрирует излучающую структуру, расходящуюся от центросомы, так что веретено и внешнее излучение вместе составляют "фигуру напряжения", подобную "силовым линиям" по отношению к полюсам магнита. Это мы можем продемонстрировать на плоскости, рассыпав или встряхнув железные опилки на листе бумаги над полюсами магнита, или в пространстве, поместив мелкодисперсное железо в густую жидкость, такую как слизь или глицерин, и поместив сосуд со смесью в сильное магнитное поле;^[39] преимущество последнего способа в том, что он позволяет нам наблюдать изменения в распределении линий при меняющихся условиях или продолжающемся напряжении.

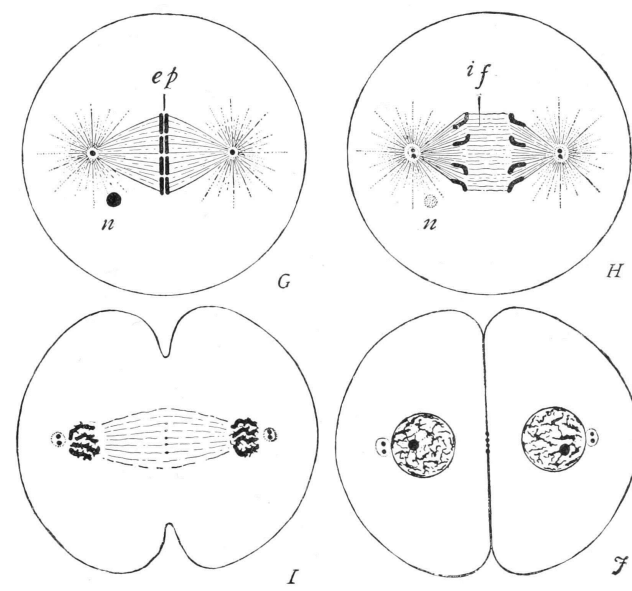


Рис. 7. Завершение митотического деления клетки. **Г**, расщепление экваториальной пластинки (*ep*); **Н**, рецессия дочерних хромосом; **И**, **Ж**, восстановление их в новые ядра, расщепление центриолей и цитоплазмы. *if*, центральные волокна веретена; *n*, остатки старого ядрышка. (От Уилсона.)

Хромосомы теперь полностью разделены, каждая на два дочерних сегмента, которые расходятся (рис. 7, **Г**, *ep*) и проходят каждая к своему полюсу веретена, останавливаясь прямо перед центросомой (**И**). Таким образом, на внутренней стороне каждой центросомы обнаруживается скопление дочерних сегментов, каждый из которых является сестринским по отношению к одному на противоположном полюсе, в то время как количество на любом полюсе идентично количеству сегментов, на которые старое ядро распалось с самого начала. Дочерние сегменты сильно укорачиваются и утолщаются по мере того, как расходятся к полюсам, а по прибытии сближаются.

Теперь вокруг агрегированных дочерних хромосом (**Ж**) образуется особая стенка, позволяющая объединить их в ядро дочерней клетки. Реорганизация молодого ядра, безусловно, различна в разных случаях и была плохо изучена, вероятно, из-за быстроты происходящих изменений. Теперь цитоплазма делится, либо сужаясь в "талию", которая в конце концов разрывается, либо сужаясь за счет углубления узкой кольцевой бороздки, чтобы завершить формирование и изоляцию дочерних клеток.

Мы вполне могли бы сравнить деление клеток с разделением пополам тыквы или дыни, у которых мякоть в целом просто разделяется надвое поперечным разрезом, в то время как семена и подвешивающие их тяжи разделяются по отдельности, чтобы быть равномерно распределенными между двумя половинками плода; мякоть будет представлять собой цитоплазму, тяжи - нитевидные нити ядра, а семена - гранулы хроматина. Таким образом, деление ядра пополам происходит гораздо более полно и интимно, чем деление цитоплазмы; и это причина, по которой многие биологи были вынуждены рассматривать ядерные сегменты, и особенно их цветные гранулы, как средоточие наследственных свойств клетки, свойств, которые должны быть в равной степени переданы при ее делении каждой дочерней клетке.^[40] Но мы должны помнить, что латинское слово также в значительной степени расходуется при формировании этих сегментов, подобно шнурам нашей предполагаемой дыни; и мы можем рассматривать разделение "латинского" пополам таким интимным способом как сущность процесса, а "латинское" - как вспомогательное средство или даже только часть необходимого механизма процесса. Деление пополам или прямое расщепление вдоль вязкой

нити является наиболее сложной проблемой с физической точки зрения; и вполне может быть, что гранулы хроматина выполняют, по крайней мере, часть своей функции по облегчению этого процесса. Если это так, мы можем легко понять увеличение количества, размера и окрашивающей способности этих гранул по мере приближения клеточного деления, а также их атрофию или частичное исчезновение в течение длительных промежуточных периодов активной клеточной жизни. Следовательно, мы не решаемся принять столь распространенную точку зрения о том, что хроматин представляет собой "зародышевую плазму" или "идиоплазму" относительно высокой стойкости, которая придает клетке ее собственные расовые качества.^[41]

Процесс, который мы только что рассмотрели, называется "митоз", "кариомитоз" или "кариокинез"; и говорят, что ядро подвергается "непрямому" делению по сравнению с "прямым" делением путем простого сжатия. В промежуточном режиме, общем для многих протист, ядерная стенка сохраняется на протяжении всего процесса, хотя внутри образуется веретено, а хромосомы формируются и расщепляются: деление ядра происходит, однако, путем простого сжатия, как это видно у нитевидного ризоподия *Euglypha* (рис. 8).

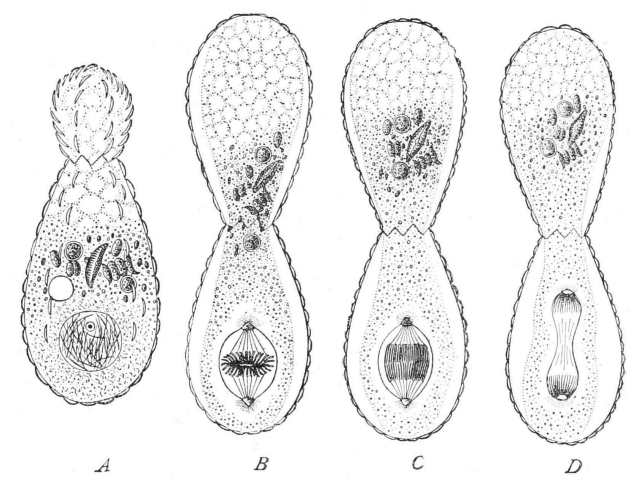


Рис. 8.— Деление с модифицированным кариокинезом у филозного ризоподия *Euglypha*. А, разрастание половины цитоплазмы, прохождение кремнистых пластинок молодой оболочки наружу; В, завершение оболочки второй клетки, формирование *внутри* ядерного веретена; С, D, дальнейшие стадии. (От Уилсона, после Шевякова.)

У многих Sarcodina и некоторых спорозоидов ядро выделяет небольшие фрагменты в цитоплазму или растворяется в них; Э. Хертвиг назвал их "хромидиями". Новые ядра могут образовываться в результате их роста и слияния, при этом исходное ядро иногда исчезает более или менее полностью.

В некоторых случаях за делением ядра не следует деление цитоплазмы, так что в результате образуется многоядерная масса протоплазмы: это называется "апоцит"; и мы находим переходные формы между ним и безядерной или настоящей клеткой. Таким образом, у одного вида *амебы* (*A. binucleata*) всегда есть два ядра, которые делятся одновременно, чтобы обеспечить подготовку дочерних клеток к делению. Опять же, в некоторых случаях мы обнаруживаем, что подобные многоядерные массы могут образовываться в результате объединения двух или более клеток только цитоплазмой: такое объединение называется "постоянной пластогамией", а многоядерная масса - "плазмодием".^[42] Здесь мы снова находим промежуточные формы между плазмодием и апоцитом, поскольку ядра первых могут делиться и, таким образом, увеличиваться в количестве, без деления все еще

растущей массы. Оба вида многоядерных организмов называются "ценоцитами" без привязки к способу их происхождения.

Ритм клеточной жизни, который мы только что изучили, называется "спенсеровским" ритмом. Каждая клетка, в свою очередь, увеличивается с половины объема своей родительской клетки на момент ее формирования до полного размера этой родительской клетки, когда она делится в свою очередь. Покой встречается редко и предполагается только тогда, когда клетка подвергается воздействию таких неблагоприятных внешних условий, как голод, засуха и т.д.; Он не имеет необходимого отношения к делению.

Множественное деление или образование выводка.Теперь мы можем перейти к новому ритму, резко отличающемуся от предыдущего: клетка, достигнув размера, часто заметно превышающего родительский, делится: без какого—либо интервала для роста дочерние клетки снова делятся, и это может повторяться до десяти или даже более раз, чтобы дать начало ряду мелких клеток - 4, 8, 16-1024,^[43] и т.д. соответственно. Такое скопление сформированных таким образом маленьких ячеек называется выводком и вполне заслуживает этого названия, поскольку они никогда не разделяются до тех пор, пока не завершится вся серия делений. Благодаря этому процессу количество особей быстро увеличивается, отсюда он и получил название "споруляция". Термин "споры" особенно применим к репродуктивным органам криптожаб, таким как мхи, грибы и т.д.: Образующиеся клетки называются "спорами", "зооспорами", если они активны ("амебами", если снабжены псевдоподиями, "жгутиками", если жгутиковые), "апланоспорами", если неподвижны. Мы предпочитаем называть их общим термином "выводковые клетки", исходную клетку - "выводковая материнская клетка", а процесс - "множественным делением" или "формированием выводка". Как уже отмечалось, выводковая материнская клетка обычно достигает исключительно больших размеров и в большинстве случаев переходит в состояние покоя перед началом деления: таким образом, формирование выводка часто является конечным этапом длинной серии делений Спенсера. В жизненном цикле некоторых существ, особенно спорозоидов, могут наблюдаться два противоположных периода формирования выводка.^[44]

Союз колоний.—В определенных случаях выводковые клетки вместо того, чтобы разделяться, остаются вместе, образуя "колонию"; и она может снова увеличиться за счет бинарного деления отдельных клеток на пределе их роста. Здесь определенные или все клетки могут (либо после отделения, либо на своих местах) подвергаться расплодообразованию: такие клетки часто называют "репродуктивными клетками" в отличие от "колонийальных клеток".

Некоторые из таких колониальных протист, должно быть, были отправными точками для Высших животных и растений; вероятно, апоцитиальные протисты были отправными точками для грибов. У высших животных и растений сперматозоиды и яйцеклетки (мужские и женские парные клетки) являются подобными отпрысками расплода: и спаренная клетка (оплодотворенная яйцеклетка) начинает свою новую жизнь путем *сегментации*, которая представляет собой расплод, при котором клетки не разделяются, а остаются в колониальном союзе, чтобы со временем дифференцироваться в тканевые клетки организма.

Замедленное формирование выводка.—Ядерные деления могут чередоваться с клеточными, как указано выше, или первое может быть завершено до того, как цитоплазма

разделится; таким образом, выводковая материнская клетка временно становится апоцитом,^[45] который затем *одновременно* на одноядерные выводковые клетки.,,

Временное апоцитарное состояние часто проходит при формировании выводка клеток путем повторных делений без какого-либо интервала для увеличения; поскольку ядерные деления могут идти быстрее, чем деления цитоплазмы, или завершаться до того, как произойдет какое-либо клеточное деление (рис. 31, 34, 35, стр. [95](#), [101](#), [104](#)), при этом ядерный процесс "ускоряется", а цитопластический - "замедляется", как мы предпочитаем говорить и придерживаться. Таким образом, в результате повторяющихся бинарных делений могло образоваться до тридцати двух ядер, прежде чем произойдет какое-либо деление цитоплазмы для превращения апоцита в настоящие одноядерные клетки.

Во многих случаях формирования выводка большая часть пищевых запасов выводковой материнской клетки откладывается в виде резервных продуктов, которые в большом количестве накапливаются в клетке; особенно это заметно в яйцеклетке высших животных. Насколько велико может быть такое скопление, действительно хорошо видно по огромному желтку птичьего яйца, набитому как бы до отвала. Когда клетка вступает на такой курс "скупого" поведения, она может потерять всякую способность извлекать собственные запасы и, наконец, способность накапливать больше и переходит в состояние "покоя". Для возобновления деятельности необходимо либо изменение внутренних условий, требующее истечения времени, либо внешних условий, либо и того, и другого.^[46] Мы можем назвать это возобновление "прорастанием".

Очень часто при изучении большого и сложного организма мы можем обнаружить процессы в действии в крупном масштабе, которые, в зависимости от протоплазматической активности его отдельных клеток, раскрывают природу аналогичных процессов у простых одноклеточных существ: подобный ключ к использованию запасов клеткой, которая насытилась ими, чтобы перейти в состояние покоя, можно найти в этом обычном многоклеточном организме, картофеле. Он накапливает запасы в своих подземных стеблях (клубнях); если мы посадим их сразу по завершении роста, они не начнут расти сразу, даже при том, что внешне казалось бы наиболее подходящими условиями. Определенный промежуток времени является важным фактором для прорастания. По-видимому, в картофеле крахмал может быть усвоен только с помощью определенной закваски, которой не существует при выкапывании, но которая образуется очень медленно и вообще не образуется до тех пор, пока не пройдет определенное время; и что прорастание может иметь место только тогда, когда таким образом обеспечен растворимый материал для роста молодых побегов. У нас также есть основания полагать, что эти ферменты образуются только в результате разложения самой протоплазмы. Теперь очевидно, что это разложение должно происходить очень медленно в организме в состоянии покоя; и любой внешний стимул, который будет способствовать протоплазматической активности, будет, таким образом, способствовать образованию пищеварительных ферментов и растворению накопленных запасов, чтобы сделать их доступными для жизненного роста и воспроизводства существа. Теперь мы видим, почему неактивные "скупые" клетки так часто переходят в состояние покоя перед делением и почему они продолжают делиться снова и снова, когда однажды они возвращаются к активной жизни, живая протоплазма растет за счет резервов.^[47] Покоящиеся клетки этого типа встречаются, конечно, только с относительно редкими интервалами у простейших, питающихся животными, которые должны принимать в свое вещество пищу, необходимую им для роста и жизнедеятельности, и поэтому не могут накапливать много запасов. Ибо они постоянно вырабатывают в узких пределах своего организма те самые ферменты, которые могли бы растворить образовавшиеся запасы. Внутренние паразиты и "сапрофиты", то есть существа, питающиеся мертвым и разложившимся органическим веществом, с другой стороны, живут в окружении запасов растворенной пищи; и редко мы находим клетки большего размера, более богатые запасами, чем у паразитических спорозоидов, которые обязаны своим названием важности формирования потомства в истории своей жизни. У радиолярий (стр. [75](#) и далее) центральная капсула отделяет внутренний слой протоплазмы; во внешнем слое осуществляется пищеварение, в то время как внутренний слой накапливает резервы; и здесь образование выводка, по-видимому, является правилом. Но самые крупные клетки из всех - это яйца многоклеточных, которые на самом деле ведут паразитический образ жизни, питаются животным в целом и ничего не внося в благополучие его как особи. Их активность сводится к минимуму, и, как следствие, снижается потребность в высоком соотношении поверхности к объему, что объясняет их чрезмерный размер. Но как только резервные материалы становятся доступными благодаря

образованию пищеварительного фермента, происходит рост протоплазмы, и ощущается потребность в расширенной поверхности; деление клетки следует за делением клетки с небольшим интервалом в процессе сегментации.

Сингамия.^[48] Суть типичной сингамии заключается в том, что две клетки ("спаривающиеся клетки", "гаметы") одного и того же вида сближаются друг с другом и сливаются, цитоплазма с цитоплазмой и ядро с ядром, образуя новую клетку ("спаренную клетку", "зиготу"). Этот процесс называется также "конъюгацией" или "цитогамией". В простейших случаях две клетки равны и одинаково притягивают друг друга ("изогамия") и часто имеют характер зооспор.

В промежуточном типе одна клетка крупнее и более вялая (женская), "мегагаметы", "оогаметы", "оосферы", "яйцеклетки"; другая меньшая и более активная (мужская), "микрогаметы", "спермогаметы", "сперматозоиды"; и в наиболее специализированных случаях, которые преобладают среди высших животных и растений, более крупная клетка неподвижна, а более мелкая - активная, инфузориальная, жгутиковая или амебодная: спаренная клетка или зигота здесь называется "ооспермом".^[49] Он немедленно инцистируется в большинстве протист, за исключением инфузорий, ацистоспорида, гемоспорида и трипаносоматид.

Поскольку размер двух гамет в большинстве случаев настолько непропорционален, что яйцеклетка может быть в миллионы раз больше сперматозоида, а последний при входе в яйцеклетку совершенно не виден невооруженным глазом, термин "яйцеклетка" в просторечии применяется как (1) к женской клетке, так и (2) к оосперму, причем последний определяется как "оплодотворенная яйцеклетка", сохранившаяся с тех времен, когда объединение двух клеток, как сущность процесса, не было понято.

Мы знаем, что во *многих* случаях, и имеем право заключить, что во *всех* хемиотаксия играет важную роль в привлечении спаривающихся клеток друг к другу. У млекопитающих и зауропсидов, по-видимому, также наблюдается реотаксическое действие ресничек, выстилающих яйцеводы, которые работают вниз и таким образом побуждают сперматозоиды плыть вверх, чтобы встретиться с яйцеклеткой, - положение вещей, которое было наиболее загадочным, пока не была понята природа реотаксиса. Примечательным фактом является то, что одинаковые гаметы, по-видимому, редко привлекаются членами одного и того же выводка, хотя их привлекают гаметы любого другого выводка того же вида.^[50] Вполне возможно, что у каждого выводка есть свои характерные выделения, или, так сказать, "запах", слегка отличающийся от секрета других выводков, точно так же, как у каждой собаки есть свой, так легко узнаваемый другими собаками; и что клетки реагируют только на разные "запахи", отличные от их собственных. Такая секреция с поверхности женской клетки уменьшила бы ее поверхностное натяжение и тем самым облегчила бы проникновение сперматозоидов в ее вещество.

Как правило, по крайней мере, одна из парных клеток только что закончила деление, и, таким образом, может показаться, что объединение ядер облегчается, когда по крайней мере одно из них является "молодым". О конечном механизме объединения ядер мы ничего не знаем: они могут объединяться на любой из ранних фаз митоза или даже в "состоянии покоя". Фибриляция цитоплазмы во время процесса, распространяющаяся вокруг centrosомы или двух centrosом, указывает на напряженное состояние.^[51]

Регенерация.—Наконец, несколькими наблюдателями были проведены эксперименты по изучению последствий удаления частей простейших, чтобы увидеть, насколько далеко может зайти регенерация. Основные результаты следующие:—

1. Зародышевая часть может *полностью* регенерироваться, если она имеет достаточный размер. Следовательно, многоядерные формы, такие как *Actinosphaerium* (Heliozoa, рис. 19, стр. 72), могут быть разрезаны на ряд фрагментов и полностью регенерированы. У

инфузорий, таких как *Стентор* (рис. 59, стр. 156), каждый фрагмент должен содержать часть мегануклеуса и, по крайней мере, одно микроядро (стр. 145), и, более того, должен обладать определенным минимальным размером. "Центральная капсула" радиолярии (стр. 75) с ее эндоплазмой и ядром может регенерировать свою эктоплазму, но изолированная эктоплазма, не содержащая ядра, обречена. "Центральная капсула" одного вида, введенная в эктоплазму другого, близкородственного, показала себя хорошо. Все безъядерные кусочки могут проявлять характерные движения, но, по-видимому, неспособны к перевариванию; и выживают они недолго.^[52]

"ЖИВОТНЫЕ" И "РАСТЕНИЯ"

До сих пор мы обсуждали клетку так, как если бы она повсюду была организмом, который поглощает пищу в свою субстанцию, причем пища неизменно является "органическим" материалом, образованным другими клетками или для них; такое питание называется "голозойским". Однако возможности в этом направлении ограничены, как и легендарные способности сциллонянцев добывать свои ненадежные средства к существованию, принимая стирку друг у друга. Ибо часть поступающего таким образом пищевого материала используется для снабжения клетки энергией и, следовательно, расщепляется или окисляется до более простых, более стабильных тел, более непригодных для употребления в пищу; а из вещества, остающегося для использования при построении организма, определенная доля всегда расходуется впустую в виде побочных продуктов. Ясно, что при таких условиях запасы пищи во вселенной постоянно сокращаются, и мы должны искать производство пищевого материала из неорганических материалов: это можно найти в тех клетках, которые известны как "растительные" в самом широком смысле этого слова. В этом смысле растительное питание представляет собой использование азотистых веществ, которые являются более простыми, чем протеиды или пептоны, вместе с подходящими органическими соединениями углерода и т.д., Для создания протеидов и протоплазмы. Простейшими организмами с растительным питанием являются схизомицеты, о которых часто говорят как о "бактериях" или "микробах", у которых дифференциация цитоплазмы и ядра четко не различима. Некоторые из них могут создавать свои протеиды из свободного несвязанного азота атмосферы, углекислого газа и неорганических солей, таких как сульфаты и фосфаты. Но большинству растительных кормушек требуется сочетание азота, по крайней мере, в виде нитрата или соли аммония — более того, для роста в темноте им требуется, чтобы углерод также присутствовал в какой-либо органической комбинации, такой как тартрат, углевод и т.д. Ацетаты и оксалаты, "ароматические" соединения^[53] и нитрилы редко пригодны для использования и действительно часто наносят вред жизни. У многих растительных организмов, питающихся растениями, определенные участки протоплазмы специализированы и обладают способностью образовывать зеленый, желтый или коричневый пигмент; они называются "пластидами" или "хроматофорами". Они размножаются за счет сжатия внутри клетки, проявляя тем самым определенную независимую индивидуальность. Эти пластиды обладают в присутствии света необычайной способностью раскислять углекислый газ и воду с образованием углеводов (или жиров и т.д.) и свободного кислорода; и из этих углеводов или жиров вместе с солями аммония или нитратами и т.д. растительная протоплазма в целом может накапливать все необходимые пищевые вещества. Так что в присутствии света надлежащего качества^[54] и достаточной интенсивности такие окрашенные растительные существа обладают способностью создавать свои тела и резервы из чисто неорганических материалов. Таким образом, цветное растительное питание - это процесс, включающий поглощение энергии; источник, из которого она получается в бактериях, в настоящее время очень неясен. Питание посредством окрашенных пластид называется "голофитным", а питание низшими

веществами, которые, однако, содержат органически связанный углерод, называется "сапрофитным", поскольку они образуются в результате смерти и разложения живых существ. Третий способ питания (обнаруженный у некоторых бактерий) за счет полностью неорганических веществ, включая свободный азот, не получил технического названия. Все три режима включены в термин "автотрофный" (самопитание).

Растительные корма имеют большую тенденцию накапливать запасы в нерастворимых формах, таких как крахмал, парамиллом и масляные шарики, с одной стороны, и пиреноиды, кристаллы протеидов, гранулы алейрона - с другой.

Когда клетка, питающаяся животными, окружает себя сплошной мембраной, она всегда имеет азотистый состав, обычно содержащий глюкозамид "хитин". Стенка растительной клетки, напротив, обычно состоит, по крайней мере, в основном, из углеводной "целлюлозы" — растительная клетка в изобилии снабжается запасами углеводов и использует их для производства материала для своей одежды. Это вещество - то, с чем мы все знакомы в составе хлопка или папиросной бумаги.

Опять же, растительная клетка не только вполне готова окружить себя клеточной стенкой, но и ее пищевой материал, или, точнее говоря, неорганические материалы, из которых эта пища должна быть произведена, могут проникать через эту стенку без особых затруднений. Такая клетка может расти и растет в инцисте: в этом состоянии она растет еще легче, поскольку ни одна из ее энергий не поглощается для нужд передвижения и т.д. Рост, конечно, приводит к делению: часто достигается экономия материала стенки за счет образования простой перегородки, разделяющей полость старой клеточной стенки на пределе ее роста на две новые полости равного размера. Таким образом, разделение имеет тенденцию образовывать колониальный агрегат, который продолжает расти в неподвижном и, пока, "покоящемся" состоянии. Мы можем назвать это "вегетативным покоем", чтобы отличить его от "абсолютного покоя", когда все другие жизненные процессы (а также движение) сведены к минимуму или абсолютно приостановлены.

Клетки растительной колонии обычно связаны очень тонкими нитями протоплазмы, проходящими через мельчайшие поры, где новая стенка остается незавершенной после клеточного деления.^[55] У некоторых растений, таких как большинство грибов, клеточные перегородки по большей части находятся в состоянии покоя, и образуется апоцит с непрерывным образованием, иногда, однако, разделенный с интервалами перегородками между многоядерными единицами протоплазмы. Мы начали с чисто *физиологических* соображений и теперь пришли к *морфологическому* различию, весьма значимому среди высших организмов.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ состоят по большей части из клеток, каждая из которых изолирована в своей собственной клеточной полости, за исключением нескольких тонких нитей связи.

ВЫСШИЕ ЖИВОТНЫЕ состоят из клеток, которые редко изолируются таким образом, но в основном находятся во взаимном контакте по большей части своей поверхности.

Опять же, растения поглощают либо пищу, либо материал для питания в растворе через свою поверхность и только путем диффузии через клеточную стенку. Насекомоядные растения, способные улавливать и переваривать насекомых, не имеют настоящей

внутренней полости. Питающиеся животными протисты всасывают пищу вглубь своей протоплазмы и переваривают ее там, а у многоклеточных есть внутренняя полость или желудок для той же цели. Здесь снова есть исключения в случае определенных внутренних паразитов, таких как ленточные черви и *Acanthocephala* (Т. II. стр. 74, 174), у которых нет желудков, и они питаются растворенными запасами пищи своих хозяев, но все же обладают общими тканями и органами многоклеточных.

В соответствии с отсутствием рта и *поглощением* пищи *prehension of food*, we find that the *movements*-растительных существ ограничены. У высших растений и многих низших колониальный организм прочно закреплен, и движения его частей ограничены сгибаниями. Они возникают в результате неравномерного роста; или неравномерного временного растяжения клеточных масс из-за поглощения жидкости в их вакуоли, в то время как расслабление осуществляется за счет того, что цитоплазма и клеточная стенка становятся проницаемыми для жидкости. Мы не находим ни одного случая дифференцировки цитоплазмы внутри клетки в определенные мышечные фибриллы. У низших растений вид распространяют одиночные голые подвижные клетки; а парные клетки или, по крайней мере, самцы обладают таким же подвижным характером. У высших криптогамов, саговников и *гинкго* (дерева с Девичьими волосами) свободно плавают только сперматозоиды; а когда мы переходим к Цветковым растениям, миграционный характер мужских клеток ограничен до мельчайших пределов. хотя никогда полностью не отсутствует. Внутриклеточные движения протоплазмы, однако, обнаружены у всех растений.

У растений мы не находим отдельной нервной системы, состоящей из клеток и дифференцированной от других тканей с центрами, ответвлениями и органами чувств. Они более или менее очевидны у всех многоклеточных, следы обнаружены даже у губок.

Тогда мы можем определить Растения как существа, обладающие способностью производить настоящие продукты питания из более низких химических веществ, чем протеиды, часто с поглощением энергии. Они обладают способностью окружать себя клеточной стенкой, обычно из целлюлозы, и свободно расти и делиться в этом состоянии, в котором животноподобные изменения формы и передвижения невозможны; их колонии почти всегда неподвижны или плавают; свободное передвижение возможно только в случае их обнаженных репродуктивных клеток, и даже в них оно преходяще. Движения подвижных частей сложных растительных организмов обусловлены изменениями осмотической способности клеток в целом, а не сокращением дифференцированных фибрилл в цитоплазме отдельных клеток. Растения, способные образовывать углеводы с выделением свободного кислорода, всегда имеют определенные пластиды, окрашенные липохромным ^[56] пигментом, или же (у фикохромовых) вся плазма окрашена таким образом. Твердая пища никогда не попадает в свободную растительную клетку или во внутреннюю полость сложных растений. Если, как у насекомоядных растений, он переваривается и усваивается, то всегда находится в контакте с морфологической внешней поверхностью. В сложных Растениях апоциты и синциты встречаются редко — каждая клетка окружена собственной стенкой и, самое большее, сообщается со своими соседями лишь мельчайшими нитями. Невозможно обнаружить никаких следов центральной нервной системы с дифференцированными связями.

Всем животным требуется белковая пища; стенки их цист никогда не состоят из целлюлозы; их клетки обычно делятся только в обнаженном состоянии, или, если они инцистированы,

между дочерними клетками не образуются вторичные стенки, которые объединяли бы их в вегетативную колонию. Их колонии обычно двигательные, или, если они неподвижны, их части в значительной степени сохраняют способность к относительному движению и часто снабжены на своих свободных поверхностях ресничками или жгутиками; и многие клетки имеют дифференцированные в цитоплазме сократительные мышечные волокна. Их пища (за исключением нескольких паразитических групп) всегда попадает в отдельную пищеварительную полость. Сложная нервная система, состоящая из множества особых клеток, с разветвленными продолжениями, переплетающимися или анастомозирующими и соединяющими поверхностные органы чувств с внутренними центрами, повсеместно развита у многоклеточных. Все многоклеточные удовлетворяют вышеуказанным условиям.

Но когда мы обращаемся к Простейшим, то обнаруживаем, что многие персонажи ускользают от нас. Есть некоторые динофлагелляты (см. стр. [130](#)), у которых есть окрашенные пластиды, но которые ничем другим (даже специфическим) не отличаются от других, у которых их нет: у первых могут отсутствовать функциональные рты, у вторых - функциональные. Некоторые бесцветные жгутиконосцы являются сапрофитами и поглощают питательные жидкости, такие как разлагающиеся настои органических веществ, возможно, не содержащие всех белковых компонентов; в то время как другие, почти не отличающиеся от них, поглощают пищу подобно амебам. Спорозоида на стадии персистенции в инцисте очень похожа на растения, хотя часто является внутриклеточными и паразитируют на живых животных. С другой стороны, инфузории по большей части соответствуют всем физиологическим признакам Животного мира, но представляют собой одиночные клетки, и само совершенство их структуры, обусловленное плазматической, а не клеточной дифференцировкой, показывает, что они лежат в стороне от возможного пути происхождения многоклеточных от простейших. Действительно, четкая естественная демаркационная линия пролегает между многоклеточными и протистами. Из простейших определенные группы, такие как фораминиферы и радиолярии, а также инфузории-инфузории-инфузории-сосунки, явно принадлежат к животным по своей химической активности или метаболизму, способу питания и двигательным способностям. Когда мы обращаемся к *Proteomyxa*, *Mycetozoa* и жгутиковым, мы обнаруживаем, что провести различие между ними и низшими грибами отнюдь не просто, первые действительно переходят в настоящие Грибы через хитридии, которые невозможно четко отделить от тех жгутиковых и *Proteomyxa*, которые Съенковский и Цопф так точно изучили под названием "*Monadineae*". Опять же, многие из окрашенных жгутиконосцев можно отличить от Растений (если вообще можно) только по относительно большей выраженности и продолжительности подвижного состояния, хотя классификаторы в целом согласны с отнесением к растениям тех окрашенных жгутиконосцев, которые в состоянии покоя принимают форму многоклеточных или апоцитиальных нитей или пластинок.

На этих основаниях мы должны согласиться с Геккелем в разделении живого мира на многоклеточных, или Высших животных, которые резко выделены; метафиту, или Высшие растения, охарактеризовать которые не так-то просто, но которые объединяют по крайней мере два или более растительных признака; и протисту, или организмы, дифференциация которых ограничена дифференциацией внутри клетки (или апоцита) и не включает клетки как единицы тканей. Этих протистов, опять же, невозможно разделить на животных и растительные настолько четко, чтобы адекватно рассматривать обе группы, не включая некоторые из других: таким образом, каждый учебник по зоологии, как и настоящая работа, рассматривает определенных протофитов. Наиболее узнаваемая животная группа протистов, инфузории, как мы видели, по сложной дифференцировке своей протоплазмы значительно отличается от многоклеточных с их относительно простыми клетками, но

дифференцированными группами клеток и тканями. Вероятную линию происхождения многоклеточных следует искать, по крайней мере для губок, среди хоанофлагеллят (стр. [121](#) f. [181](#) f.).

ГЛАВА II

ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): САМОПРОИЗВОЛЬНОЕ ЗАРОЖДЕНИЕ—ПРИЗНАКИ ПРОСТЕЙШИХ—КЛАССИФИКАЦИЯ

ВОПРОС О САМОПРОИЗВОЛЬНОМ ЗАРОЖДЕНИИ

С момента первого открытия простейших история их жизни была предметом величайшего интереса: и все же только в наше время мы можем сказать, что вопросы их происхождения и развития были тщательно проработаны. Если животные или растительные вещества любого вида размачивать в воде, фильтровать или даже дистиллировать, появляются различные формы протистов; и часто, по мере развития процесса гниения, форма за формой появляются, их становится много, а затем они исчезают, чтобы быть замененными другими видами. Подобные явления наводят на следующие вопросы: (1) Возникают ли протисты спонтанно, то есть путем непосредственной организации присутствующих химических веществ в живые существа, подобно тому, как кристалл образуется из раствора; (2) Постоянны ли формы протист от поколения к поколению, как у обычных птиц, зверей и рыб?

На вопрос о "самопроизвольном зарождении" протистов люди, которые верили, что вши размножаются непосредственно из грязи человеческой кожи и одежды;^[57] и что мухи, не говоря уже о медоносных пчелах, появляются в гнилой плоти, охотно отвечали утвердительно; но смелый афоризм Гарвея "omne vivum ex ovo" сразу же привлек внимание самых вдохновенных людей науки и заставил их работать в поисках "яиц", которые дали начало организмам разложения. Реди (около 1699 г.) показал, что мясные мухи никогда не появляются, за исключением тех случаев, когда другие мясные мухи получают доступ к мясу и откладывают на нем свои очень заметные яйца. Левенгук, его современник, во второй половине семнадцатого века привел веские доводы в пользу того, чтобы приписать происхождение гнилостных организмов невидимым яйцам, переносимым по воздуху. Л. Джобло и Х. Бейкер в последующие полвека исследовали этот вопрос и показали, что гниение не было необходимым условием появления этих существ: микробы могли иногда не только переноситься по воздуху, но и прилипать к материалам, используемым для приготовления настоя; и что организмы не были обнаружены, если настои кипятили достаточно долго и закупоривали еще при кипячении. Этим взглядам яростно противостояли Нидэм в Англии, Райсберг в Германии и Бюффон, великий французский естествоиспытатель и философ, чей гений, не подкрепленный адекватным знанием фактов, часто играл с ним злую шутку. Спалланцани провел детальное исследование того, что мы сейчас назвали бы "биономическими" или "экологическими" условиями жизни протистов и их размножения, способом, достойным современных научных исследований, и не достигнутым теми, кто занял противоположную сторону на нашей памяти. Он показал, что в настоях, достаточно долго выдерживаемых при температуре кипения в герметично закрытых сосудах, протистическая жизнь не развивается. Поскольку он показал, что активные протисты погибают при гораздо более низких температурах, он сделал вывод, что

микробы должны обладать гораздо более высокой устойчивостью; и, изменив детали своих экспериментов, он смог ответить на различные возражения Нидхэма.

Несмотря на эту хорошую работу, сторонников самопроизвольного зарождения так и не удалось заставить замолчать по-настоящему; а широко распространенная вера в непостоянство видов у протистов добавила им определенного авторитета. В 1845 году Пино наиболее решительно высказал эти взгляды, а с 1858 по 1864 год их поддерживал старший Пуше. Луи Пастер, который начинал свою жизнь как химик, перешел от изучения алкогольного брожения к изучению организмов, участвующих в брожении, гниении и болезнях. Он показал, что в настоях, прокипяченных достаточно долго и запечатанных во время кипячения, или выдержанных при температуре кипения в закрытом сосуде, жизнь не проявляет себя: возражения, высказанные по поводу отсутствия доступа свежего воздуха, были встречены устройством, столь широко используемым в "чистых культурах" в наши дни, в виде колбы с прикрепленной к ней трубкой, заткнутой небольшим количеством ваты, или даже просто многократно загнутой зигзагом. Первая насадка отфильтровывала все микробы или плавающие твердые частицы из воздуха, вторая приводила к оседанию таких частиц в коленных суставах или по бокам трубки: ни в том, ни в другом случае живые организмы не появлялись даже по прошествии месяцев. Другим наблюдателям удалось показать, что формы и признаки видов столь же постоянны, как у высших животных и растений, допуская, конечно, такие регулярные метаморфозы, какие происходят у насекомых, или смену поколений, аналогичную у ленточных червей и полипов. Регулярная последовательность таких чередований и метаморфоз действительно является сильной поддержкой "микробной теории" — представления о том, что все протисты возникают из ранее существовавших микробов. Преподобному У. Х. Даллинджеру и покойному доктору Чарльзу Драйсдейлу мы обязаны первыми полными записями таких сложных историй жизни простейших, которые представлены мельчайшими жгутиконосцами, кишачными в гниющих жидкостях (см. Ниже, стр. [116](#) и далее). Еще более низшие шизомицеты, "микробы" обычной речи, также были доказаны трудами Фердинанда Кона, фон Коха и их многочисленных учеников, что они обладают тем же специфическим постоянством в последовательных поколениях, как мы теперь знаем, благодаря методам, впервые разработанным Де Бари для изучения грибов и усовершенствованным фон Кохом и его школой бактериологов.

Итак, сегодня принцип "все живое *ex vivo*" общепризнан людьми науки. О конечном происхождении органической жизни из неорганической мы не имеем ни малейшего представления. Если это имело место в отдаленном прошлом, то оно не было доведено до сведения человека в истории научного опыта и, по-видимому, не будет выполнено в ближайшем будущем.^[58]

ПРОСТЕЙШИЕ

Организмы с различным метаболизмом, образованные из одной клетки или апоцита, или из колонии едва дифференцированных клеток, органы которых сформированы путем дифференцировки протоплазмы, ее выделений и наростов; не состоят из дифференцированных многоклеточных тканей или органов.^[59]

Это определение, как мы видели, резко исключает Metazoa (включая Mesozoa, Том II, стр. 92) из простейших, но оставляет неопределенную границу с ботанической стороны; и, поскольку систематики разделяют с нациями желание расширить сферу своего влияния, мы здесь последуем примеру других зоологов и включим множество существ, которых каждый ботаник назвал бы своим царством. Наши нынешние знания о простейших действительно были в значительной степени расширены ботаниками,^[60] в то время как изучение физиологии протоплазмы перешло из-под их опеки в область общей биологии только в течение последнего десятилетия. Изучению простейших немногим более двух столетий, оно восходит к школе микроскопистов, главным представителем которой является голландец Левенгук, и мы, англичане, можем по праву гордиться тем фактом, что его наиболее важные публикации можно найти в ранних отчетах нашего Королевского общества.

Бейкер в восемнадцатом веке и младший Уоллих, Картер, Даллинджер и Драйсдейл, Арчер, Сэвилл Кент, Ланкестер и Хаксли за последние полвека - наши самые прославленные имена. Во Франции Жобло, почти как пекарь-любитель, как и наш собственный Пекарь, процветал в начале восемнадцатого века. Дюжарден в середине того же столетия своим исследованием протоплазмы, или саркода, как он это называл, проделал огромную работу по закладке основ наших нынешних идей, в то время как Бальбиани, Жорж Пуше, Фабр-Домерг, Мопе, Леже и Лаббе во Франции достойно продолжили и расширили галльские традиции точного наблюдения и тщательной дедукции. Датчанин Отто Фридрих Мюллер в восемнадцатом веке был пионером в точном изучении и описании большого числа этих, как и других микроскопических форм жизни. Швейцарские коллаборационисты Клапаред и Лахманн в середине девятнадцатого века добавили много фактов и описаний и проиллюстрировали их ценнейшими фигурами высочайшего достоинства со всех точек зрения. Германия, с ее большим количеством студентов и многочисленными университетами, дала нашему списку много названий; среди них Эренберг и фон Штайн добавили наибольшее количество видов в список. Эренберг около 1840 года описал, действительно, огромное количество форм с большой тщательностью и в деталях, слишком сложных для возможностей микроскопа того времени: так что он был допущен к ошибкам, многочисленным и серьезным, в которых он так и не признался до конца своей долгой и достойной жизни. Макс Шульце проделал большую работу над простейшими, а также над тканями многоклеточных, и в значительной степени продвинул наши представления о протоплазме. Его работа была продолжена в Германии Эрнстом Геккелем, который систематизировал наши знания о радиоляриях, Гриффом, Рихардом Хертвигом, Фрицем Шаудином и особенно Бютчли, который внес свой вклад в "*Тирский рейх*" Бронна, монографию монументальной концепции и масштаба, а также замечательного исполнения, на которую мы свободно опирались. Съенковски, русский, и Джеймс-Кларк и Лейди, оба американцы, внесли высококачественный вклад.

Статья Ланкестера в *Британской энциклопедии* была эпохальной по своей философской широте мысли.

Делаж и Эруар дали полный отчет о простейших в своих *Конкретных зоологических характеристиках*, том I (1896); а монография А. Ланга в его *Анатомии природы*, 2-е изд. (1901), содержит замечательный анализ их общего строения, привычек и жизненных циклов вместе с полными описаниями хорошо отобранных видов. Калкинс опубликовал монографию "Простейшие" в серии биологических исследований Колумбийского университета (1901). Эти работы Бютчли, Делаж, Ланга и Калкинса содержат полную библиографию. Дофлейн опубликовал ценнейший систематический обзор простейших,

паразитирующих на животных, под названием *Die Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger* (1901); а работа Шаудинна "*Archiv für Protistenkunde*", начатая всего четыре года назад, уже представляет собой незаменимую подборку фактов и взглядов.

The **Протоплазма** простейших (см. стр. 5 и далее) сильно различается по консистенции и дифференцировке. Его внешний слой может быть зернистым и почти не изменен у *Proteomyxa*, настоящих миксомицетов, *Filosa*, *Heliozoa*, радиолярий, фораминифер и т. Д.; У лопастных корневищ и *Acrasieae* он прозрачный и стекловидный; у большинства жгутиковых и инфузорий он сплошной с твердой, но нежной поверхностной пленкой перепончатого характера; и эта пленка может снова уплотняться и локально утолщаться у некоторых представителей обеих групп, образуя кольчужный покров, даже при определенных условиях. шипы и затвердевшие многоугольные пластины (*Coleps*, рис. 54, стр. 150). Опять же, он может образовывать временные или более или менее постоянные псевдоподии,^[61] (1) тупые или сужающиеся и отчетливые, с гиалиновым внешним слоем, или (2) зернистые и заостренные, расходящиеся и более или менее постоянные, или (3) разветвляющиеся и сливающиеся там, где они соединяются в сети или перфорированные мембраны. Реснички или жгутики представляют собой подвижные нитевидные отростки активной протоплазмы, которые перфорируют пленку; они могут быть объединены в уплощенные пластинки или твердые палочки, или преобразованы в грубые щетинки или тонкие неподвижные волоски органов чувств. Скелеты простейших, чужеродные цитоплазме, будут разделены на несколько групп.

Большинство пресноводных и солоноватых форм (и некоторые морские) обладают одной или несколькими сократительными вакуолями, часто связанными с более или менее сложной системой пространств или каналов у жгутиковых и инфузорий.

The **Географическое распространение** простейших примечательно широким, даже космополитичным распространением наземных и пресноводных форм;^[62] этим они обязаны своей способности образовывать цисты, внутри которых они сопротивляются засухе и могут распространяться в виде "пыли". Очень немногие из них могут размножаться при температуре, приближающейся к точке замерзания; однако динофлагелляты могут, и поэтому представляют альпийские и арктические формы. Большинство из них наиболее свободно размножаются при летних температурах; и, обитая в небольших бассейнах, они, таким образом, могут достичь своего полного развития в тех водоемах, которые нагреваются солнцем в течение долгого арктического дня так же легко, как и в Тропиках. В настоях разлагающихся веществ первыми появляются те, которые питаются бактериями, важнейшими организмами гниения. За ними, опять же, быстро следуют плотоядные виды, которые предпочитают жидкости, менее насыщенные органическими веществами, и не появляются до тех пор, пока жидкость, до сих пор мутная, не начнет проясняться. Таким образом, мы имеем дело скорее со "средой обитания", чем с "географическим распространением", как в случае с пресноводными турбелляриями и коловратками (т. ii. стр. 4 и далее, 226 и далее). Мы можем различать у пресноводных, например у морских протист, "прибрежные" виды, обитающие у берега, среди водорослей; "планктон", плавающий на поверхности или вблизи нее; "зональные" виды, обитающие на различных глубинах; и "донных обитателей", в основном "лимикольных" (или "сапропелевых", как называет их Лаутерборн), которых можно найти среди донного ила. Многие виды являются "эпифитными" или "эпизоотическими", питаются растениями или животными, и иногда достаточно часто отдают предпочтение какому-либо одному роду или виду в качестве хозяина. Другие, опять же, являются "обитателями мха", живущими среди корневых

волосков мхов и тому подобного, или даже "наземными" и населяющими влажную землю. Спорозоида являются внутренними паразитами животных, как и многие жгутиконосцы, в то время как многие протеомиксы паразитируют в клетках растений. Фораминиферы (за исключением большинства Allogromidiaceae) являются морскими, как и радиолярии; в то время как большинство гелиозоа обитают в пресной воде. Что касается распределения во времени, мы будем говорить о последних двух группах, единственных, от скелетов которых остались ископаемые останки.

Классификация.—Классификация простейших - задача не из легких. Мы опускаем здесь, по очевидным причинам, безошибочно узнаваемых растительных протистов, которые питаются голофитно или сапрофитно; которые, за исключением короткого периода передвижения в молодых репродуктивных клетках, постоянно окружены стенкой целлюлозы или грибковой целлюлозы и которые свободно размножаются и растут в этом инцистированном состоянии: к ним, следовательно, мы относим ХИТРИДИЕВЫЕ, которые так тесно связаны с протеомиксами и фикомицетными грибами; и Confervaceae, которые в состоянии покоя образуют трубчатые или уплощенные агрегаты и родственны зеленым жгутиконосцам; помимо Schizophyta. На противоположном полюсе находятся ИНФУЗОРИИ в строгом смысле этого слова, с наиболее высокодифференцированной организацией, обнаруженной в нашей группе, достигающей высшей точки в обладании ядерным аппаратом с ядрами двух видов и демонстрирующей особую форму сопряжения, при которой ядерный аппарат реорганизуется. Спорозоиды четко обозначены как паразиты у живых животных, которые в основном начинают жизнь в виде серповидных клеток и всегда имеют по крайней мере два чередующихся способа образования выводка, первый из которых дает начало апланоспорам, при этом формируется второй выводок серповидных извивающихся зооспор. Остальных, включая SARCODINA, или RHIZOPODA в старом широком смысле (включая всех, которые передвигаются псевдоподиями в течение большей части своей активной жизни) и ЖГУТИКОНОСЦЕВ в самом широком смысле, разделить нелегко; поскольку многие из первых имеют жгутиковые репродуктивные клетки, а многие из последних могут выделять псевдоподии с одновременным втягиванием своих жгутиков или без него. Радиолярии хорошо различимы по наличию в плазме тела центральной капсулы, разделяющей ее на центральную и периферическую части, первая из которых содержит ядро, а вторая выделяет псевдоподии. Опять же, с другой стороны, мы обнаруживаем, что можем выделить в качестве ЖГУТИКОВЫХ в строгом смысле не очень естественное скопление тех протистов, у которых жгутики являются основными органами передвижения или питания в течение большей части их активной жизни. Остальные группы (которые вместе с радиоляриями составляют Саркодину Бютчли) наиболее трудно поддаются лечению. Ризоподии, как мы их ограничим, голые или обладают простой раковиной, никогда из карбоната кальция, имеют псевдоподии, которые никогда не расходятся обильно, не разветвляются свободно, не сливаются с образованием плазматических сетей и не обладают осевым стержнем из более твердого вещества. У ФОРАМИНИФЕР есть раковина, обычно из карбоната кальция, их псевдоподии свободно сетчатые, по крайней мере, у основания; и (за исключением нескольких простых форм) все они морские. Мицетозои явно объединены их тенденцией более или менее полностью агрегироваться в сложные группы покоя (плодоношения) и размножаться одноклеточными зооспорами, жгутиковыми или амeboидными, которые, как известно, не образуют пары. Гелиозои напоминают радиолярии своими тонкими расходящимися псевдоподиями, но в каждой из них всегда присутствует осевая нить и отсутствует центральная капсула; и, по большей части, это пресноводные формы. Наконец, ПРОТЕОМУХА образует своего рода склад для существ, которые являются промежуточными между гелиозоа, ризоподами и жгутиковыми, обычно проходящими амeboидную стадию и по большей части размножающимися путем формирования выводка.

Безусловно, известно, что зооспоры, обладающие жгутиками, встречаются у некоторых форм фораминифер, ризопод, гелиозоа и радиолярий, хотя ни в коем случае не у всех представителей каждой группы.^[63]

А. Псевдоподии - основное средство передвижения и питания; жгутики отсутствуют или преходящи	I. SARCODINA
(1) Пластогамия, приводящая только к увеличению размера, но никогда к образованию "плодоножек".	
(a) Псевдоподии никогда не сливаются свободно в сеть и не прилегают к основанию	РИЗОПОДИИ.
(*) Эктоплазма прозрачная, без гранул; псевдоподии, обычно тупые	RHIZOPODA LOBOSA
(**) Эктоплазма мелкозернистая; псевдоподии тонкие, ветвящиеся, но не образующие сети, переходящие в тело за счет базального расширения	RHIZOPODA FILOSA
(b) Псевдоподии, свободно ветвящиеся и сливающиеся с образованием сетей; эктоплазма зернистая; тест обычно известковый или песчаный	ФОРАМИНИФЕРЫ
(c) Псевдоподии мелкие до очень основание; расходящееся, редко сливающееся.	
(i.) Псевдоподии с центральной нитью	ГЕЛИОЗОИДЫ
(ii.) Псевдоподии без центральной нити.	
(*) Тело, разделенное на центральную и периферическую части "центральной капсулой"	РАДИОЛЯРИИ
(**) Тело без центральной капсулы	ПРОТЕОМИКСА
(2) Клетки, агрегирующие или сливающиеся в плазмодии перед образованием сложных "плодоносящих"	МИЦЕТОЗОВ
В. Клетки обычно перемещаются "эвгленоидным" извиванием или выделением следа вязкого вещества; размножение осуществляется чередованием способов формирования выводка, редко делением по Спенсеру	II. СПОРОЗОИДЫ
С. Жгутики (редко многочисленные) - главное или единственное средство передвижения и питания	III. ЖГУТИКОВЫЕ
D. Реснички - главные органы движения, по крайней мере, в молодом состоянии; ядра двух видов	IV. ИНFUЗОРИИ

ГЛАВА III

ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): SARCODINA

И. Саркодина.

Простейшие, осуществляющие большую часть своих жизненных процессов с помощью псевдоподий; ядро часто выделяет фрагменты (хромидии), которые могут играть роль в восстановлении ядра при делении; иногда с выводковыми клетками, которые сначала могут быть жгутиковыми; но никогда не размножаются в жгутиковом состоянии.^[64]

1. Ризоподий

Саркодины простой формы, псевдоподии которых никогда не сливаются в сети (1),^[65] и не содержат аксиальной нити (2), которые обычно размножаются путем бинарного деления (3), хотя может происходить образование выводка; которые могут временно агрегироваться или подвергаться временному или постоянному пластогамическому объединению, но никогда не образуют крупных плазмодий или сложных плодоношений в качестве прелюдии к спорообразованию (4); тест при наличии студенистых, хитиновых, песчаных или кремнистых, простых и 1-камерный (5).

Классификация.^[66]

I. Эктоплазма отчетливая, прозрачная; псевдоподии тупые или сужающиеся, но не разветвляющиеся на вершине

LOBOSA

Amoeba, Auctt.; *Pelomyxa*, Greeff; *Trichosphaerium*, A. Schneid.; *Dinamoeba*, Leidy; *Amphizonella*, Greeff; *Centropyxis*, Stein; *Arcella*, Ehr.; *Diffugia*, Leclercq; *Lecqueureusia*, Шлюмбергера; *Гуалосфения*, Штейн; *Квадрула*, F. E. S.ch.; *Гелеонера*, Лейди; *Подостома*, кл. и L.; *Аркуотрикс*, Халлез.

II. Эктоплазма недифференцированная, содержащая подвижные гранулы; псевдоподии, свободно разветвляющиеся к кончикам

FILOSA

Euglypha, Duj.; *Паулинелла*, Lauterb.; *Cyphoderia*, Schlumb.; *Камнакус*, Лейди; *Chlamydophrys*, Шотландия; *Gromia*, южн. = *Гуалонус*, M. Sch.

Мы определили эту группу в основном по отрицательным признакам, поскольку таковые являются единственным средством их дифференциации от остальных Sarcodina; и действительно, от Flagellata, поскольку в этой группе иногда образуются зооспоры, обладающие жгутиками. Более того, действительно, у некоторых представителей этой группы (*Podostoma*, *Arcuothrix*), как и у некоторых Heliozoa, жгутик может сохраняться или воспроизводиться бок о бок с псевдоподиями. Подразделение Rhizopoda снова представляет большую трудность, представленные признаки настолько перемешаны, что трудно сделать выбор: однако характер внешнего слоя цитоплазмы, пожалуй, наиболее очевиден для выбора. В ЛОБОЗЕ имеется прозрачный слой эктосарка, который на своей поверхностной пленке кажется жирным, так что он не смачивается. У ФИЛОЗЫ, как и у большинства других саркодин, эта пленка отсутствует, а эктоплазма не отделена от эндоплазмы и может иметь зернистую поверхность. Соответственно этому псевдоподии лобозной оболочки обычно тупые, никогда не разветвляются и не изнашиваются, так сказать, на кончике, как у филонной оболочки; более того, при нормальных движениях *Amoeba limax* (рис. 1, стр. 5) передняя часть клетки образует один гигантский псевдоподий, который постоянно скользит вперед. Помимо этого различия, эти две группы параллельны почти во всех отношениях.

Может быть одна сократительная вакуоль, или их несколько, или ни одной, особенно у морских и эндопаразитарных видов. Ядро может оставаться одиночным или размножаться, не вызывая деления, что приводит к апоцициальным формам. Он часто выделяет "хромидиальные" фрагменты, которые могут играть важную роль в размножении.^[67] У *двухъядерной* амебы постоянно есть два ядра, оба из которых делятся перед делением, каждое дает отдельное ядро любой дочерней клетке. *Pelomyxa palustris*, гигант из группы, достигающий диаметра 1 дюйм (2 мм), имеет очень тупые псевдоподии, огромное количество ядер и отсутствие сократительной вакуоли, хотя это пресноводный обитатель, обитающий в донном иле прудов и т.д., обильно насыщенном органическим мусором. Он примечателен также тем, что содержит симбиотические бактерии и блестящие пузырьки с отчетливой мембранозной стенкой, содержащие раствор гликогена.^[68] Немногие, если таковые вообще имеются, филозы зарегистрированы как многоядерные.

Самые простые лобосы не имеют вложений, как, впрочем, и никакого различия между передней и задней частями. У некоторых форм *амеб*, однако, задняя часть более клейкая и может принимать форму присоскоподобного диска или втягиваться в пучок коротких нитей или ворсинок, к которым прилипают частицы. Другие виды лобозы и все филозы имеют "тест", или "теку", *то есть* оболочку, отличную от самого внешнего слоя клеточного тела. Самыми простыми случаями являются случаи *Amphizonella*, *Dinamoeba* и *Trichosphaerium*, когда она является студенистой и в двух первых позволяет частицам пищи проникать через нее в организм, просто погружаясь внутрь, как сама протоплазма, снова закрываясь без следов перфорации над разрывом. У *Trichosphaerium* (рис. 9) тест перфорирован многочисленными порами постоянного положения для прохождения псевдоподий, закрывающимися, когда они втягиваются; а у вида "А" (см. Ниже) он усеян радиальными спикулами карбоната магния. В других местах тест более последователен и имеет по крайней мере одно отверстие для выпуска псевдоподий и приема пищи; чтобы избежать путаницы, мы называем это отверстие не *ртом*, а "пиломой": у некоторых филозов есть две симметрично расположенные пиломы. Когда тест представляет собой простую пленку, это можно распознать по ограничению псевдоподий одной пиломой областью. Но оболочка часто бывает твердой. У *Arcella* (рис. 10, В), формы, распространенной среди болотных мхов и конфервов, она хитиновая и шагреневая, круглая, с выступом, идущим, как у водолазного колокола, вокруг пиломы: есть две или более сократительных вакуолей и, по крайней мере, два ядра. Как и некоторые другие роды, он обладает способностью выделять углекислый газ в виде мельчайших пузырьков в своей цитоплазме, что позволяет ему всплывать на поверхность воды. Хитиновый тест демонстрирует мельчайшую гексагональную скульптуру, выражение вертикальных перегородок, простирающихся от внутреннего к внешнему слою.

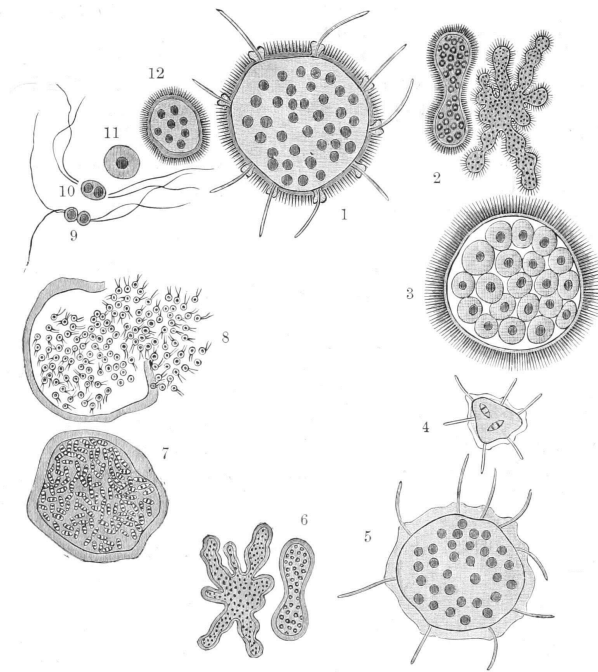


Рис. 9.—*Trichosphaerium sieboldii*. 1, взрослая особь формы "А"; 2, ее размножение путем деления и геммации; 3, распад на одноклеточные амебоидные зооспоры; 4, развитие (из зооспор "А") в форму "В" (5); 6, ее размножение путем деления и геммации; 7, ее распад после двухъядерного разделения на мелкие 2-жгутиковые зооспоры или (экзогаметы); 8, высвобождение гамет; 9, 10, более увеличенное спаривание гамет различного происхождения; 11, 12, развитие зиготы в форму "А". (В честь Шаудинна.)

У некоторых родов имеются пробы кремнистых или хитиновых пластинок, образующихся в цитоплазме по соседству с ядром и соединенных хитиновым цементом. Среди них *Quadrula* (рис. 10, А) - лопастная с квадратными пластинками, *Euglypha* (рис. 8, стр. 29) и *Paulinella*^[69] - филозная с шестиугольными пластинками. У последних они расположены в пять продольных рядов, с пятиугольной ротовой пластинкой, перфорированной овальным пилломом. У других родов, таких как *Cyphoderia* (Filosa), пластинки просто хитиновые. Опять же, скорлупа может быть инкрустирована песчинками, полученными непосредственно извне или из проглоченных частиц, как показано у *Centropyxis*, *Diffflugia* (рис. 10, D), *Heleopera* и *Camptascus*, когда вместо песка используется стеклянная пудра. Цемент в *диффузии* представляет собой разновидность органического раствора, пропитанного оксидом железа (более вероятно, гидратом железа). У *Lecqueureusia spiralis* (ранее объединялась с *диффлюгией*) тест состоит из мельчайших гранул в форме сосисок, в которых можно идентифицировать частично растворенные створки диатомовых водорослей, употребляемых в пищу; на верхушке он спиралевидно закручен, как будто увеличился после своего первого образования, что очень редко встречается в этой группе. Наиболее частый способ деления у семенных корневищных моллюсков (рис. 8, 10) - это то, что Шаудинн метко назвал "делением почки", когда половина протоплазмы выступает и скапливается в устье раковины и остается до тех пор, пока для нее не сформируется проба, в то время как другая половина сохраняет пробу исходного животного. Материалы для оболочки, будь то гранулы песка или пластины, проходят из глубин исходной оболочки наружу, в обнаженную клетку, и через ее цитоплазму на поверхность, где они соединяются цементирующим веществом в непрерывный тест. Теперь ядро делится на два, одно из которых переходит во внешнее животное; после этого отделяются две дочерние клетки, одна со старой оболочкой, другая, более крупная, с новой.

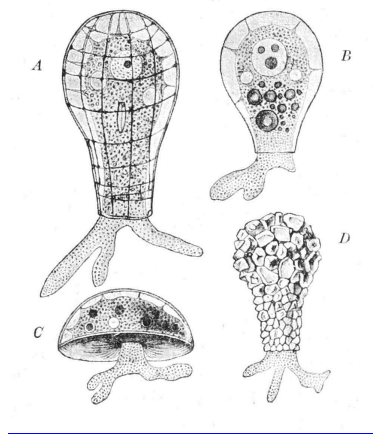


Рис. 10.—Тестоносные корневища. А, *Четырехугольная симметрия*; В, *латинская гиалосфения*; С, *Arcella vulgaris*; D, *Диффлюгия грушевидная*. (Из книги Лэнга "Сравнительная анатомия.")

Если две особи вида с панцирем подвергаются делению почек в непосредственной близости, потомство может частично срастаться, так что образуется чудовищная раковина с двумя пиломами.

Размножение делением четко прослеживается у большинства представителей группы; некоторые многоядерные виды часто сокращают часть, иногда в нескольких точках одновременно, так что деление здесь переходит в почкование^[70] (рис. 9, 2, 6).

Деление выводка, либо разрешающееся у многоядерных видов, либо предшествующее множественному делению ядра у обычно одноядерных, хотя предположительно является необходимым событием в истории жизни каждого вида, было замечено или, по крайней мере, тщательно проработано только в нескольких случаях, когда ему обычно предшествует инкапсуляция, и в основном выдавливание в цисту любого непереваренного вещества.^[71]

В *трихосфери* (рис. 9) цикл, описанный Шаудинном, очень сложный и может быть разделен на две фазы, которые мы можем назвать субциклами А и В. Представители цикла А отличаются тем, что студенистая оболочка снабжена радиальными спикулами, которые отсутствуют у формы В. Завершение цикла А отмечается тем, что крупное многоядерное тельце распадается на амeboидные зооспоры (3), которые выходят из желатиновой пробы и развиваются в крупных многоядерных взрослых особей В-формы. Они, как и форма А, могут размножаться делением или почкованием. Однако в период роста они втягивают свои псевдоподии, выводят экскременты и размножают свои ядра путем митоза (7). Затем тело распадается на мельчайшие 2-жгутиковые микрозооспоры (8), которые являются *экзогамными* гаметам, т.е. Они будут спариваться только с аналогичными зооспорами из другой цисты. Зигота (9-11), полученная в результате этой конъюгации, представляет собой крошечную амeboу; ее ядро многократно делится, образуется студенистая проба, внутри которой появляются спикулы, и таким образом восстанавливается А-форма. У многих тестоносных форм, будь то дольчатые или филозные, происходят пластогамные объединения, и два ядра могут оставаться отдельными, приводя к появлению у их потомства многоядерных монстров путем деления, или они могут сливаться и образовывать гигантское ядро, процесс, который здесь не имеет никакого отношения к нормальной сингамии, поскольку он не связан с каким-либо заметным изменением в чередовании питания и деления и т.д. У *Trichosphaerium* также пластогамные союзы между мелкими особями приводят единственным результатом к увеличению размера, что позволяет добыче

расправляться с более крупной добычей. Временное заключение в "гипноцисту" нередко встречается как у голых, так и у покрытых панцирем видов и позволяет им переносить засуху и другие неблагоприятные условия.

Шаудинн обнаружил и разработал настоящие сингамные процессы, некоторые обоеполые, некоторые экзогамные, у нескольких других ризопод. У *Chlamydomorphys stercorea* парные клетки одинаковы и образуются путем агрегации хромидий в мельчайшие ядра, вокруг которых агрегируется большая часть цитоплазмы, в то время как старое ядро (с небольшим количеством цитоплазмы) утрачено. Эти выводковые клетки представляют собой 2-жгутиковые парные клетки, которые экзогамны: зигота представляет собой коричневую кисту; если она проглочена млекопитающим, исходный хламидофриз появляется в его фекалиях.^[72]

Centropyxis aculeata, вид, очень распространенный в грязи или мху, родственной диффузии, также образует выводок путем агрегации вокруг ядер, полученных из хромидий. Выводковые клетки амебовидные и выделяют полусферические раковины, подобные раковинам *Arcella*; некоторые из них сначала делятся на четыре более мелких, прежде чем выделять раковину. Спаривание происходит между крупной и мелкой формами, и зигота инцистируется. Недели или месяцы спустя киста вскрывается, и ее содержимое выползает наружу в виде минутного центропиксиса. Наконец, *Ameoba coli* производит свою зиготу способом, напоминающим зиготу *Actinosphaerium* (стр. 73-75, рис. 21): клетка образует цисту; ее ядро делится, и каждая дочерняя клетка снова делится на две, которые взаимно сливаются. Таким образом, киста содержит два ядра зиготы. Через некоторое время каждое из них делится дважды, так что зрелая киста содержит восемь ядер. Вероятно, при проглатывании другим животным они высвобождают выводок из восьми молодых амоб. Таким образом, у разных членов этой группы мы имеем экзогамию, как равную, так и бисексуальную, и эндогамию.

Большинство ризопод обитают среди нитчатых водорослей в бассейнах, прудах, на мелководье морей и т.д.; некоторые из них являются "сапропелевыми" или обитателями ила (многие виды амоб, пеломикса, диффлюгия и т.д.), другие часто встречаются на корнях мхов. *Aмеба coli* часто встречается как безвредный обитатель толстого кишечника человека. *Aмеоба histolytica*, недавно выделенная из них Шаудином, является причиной тропической дизентерии. Он чрезвычайно размножается в кишечнике, проникает в ткани и проникает в абсцессы, которые так часто возникают в печени и других органах. *Chlamydomorphys stercorea* обнаружен в фекалиях нескольких млекопитающих. Лучшей монографией этой группы является монография Пенара.^[73]

2. ФОРАМИНИФЕРЫ^[74]

Sarcodina без центральной капсулы или признаков эктосарки; псевдоподии тонкие, свободно ветвящиеся и сливающиеся там, где они встречаются, образуя протоплазматические сети, или самые удаленные у пелагических форм расходящиеся, но без центральной или аксиальной нити: иногда диморфные, размножающиеся делением и корневищными или жгутиковыми зародышами в нескольких тщательно исследованных случаях: все морские (за исключением некоторых видов *Allogromidiaceae*), и обычно снабжены пробой карбоната извести. ("стекловидный" кальцит или "порцеллановый" арагонит?), или из сцементированных частиц песка ("зернистый"); стенка теста сплошная или со стенками, перфорированными мельчайшими порами или промежутками для выступления псевдоподий.

Классификация Карпентера (на *стекловидные* или *перфорированные*, *Порцеллановые* или *Неперфорированные* и *Чешуйчатые*) в зависимости от строения раковины оказалась слишком искусственной, чтобы ее можно было использовать Брейди в большой монографии о фораминиферах, собранных экспедицией "Челленджер",^[75] и с тех пор была изменена им и другими. Мы воспроизводим отчет Листера о классификации Брэди.^[76] Мы должны, однако, предупредить тайро, что его характеристики не являются определениями (особенность всех других новейших систем), поскольку жесткие определения невозможны: здесь, как, например, в случае многих естественных отрядов растений, переходные формы исключают установление абсолютных границ. Следовательно, в приведенной ниже классификации мы не считаем необходимым дополнять характеристику указанием крайних значений вариации внутри порядков:—

1. Allogromidiaceae: простые формы, часто пресноводные и похожи на Rhizopoda; тест 0, либо хитиновые, студенистые, либо образованы из сцементированных частиц, будь то секретируемые тромбоциты или проглоченные гранулы. *Биомикса*, Лейди = *Gymnophrys*, Cienk.; *Диафородон*, Archer; *Аллогромия*, Rhumbl. (= *Громия*, auctt.^[77] nec Duj.) (рис. 14, 1); *Либеркюния*, кл. и Лам. (Рис. 12); *Микрогромия*, R. Hertw. (Рис. 11); *Памфаг*, Бейли.

2. Astrorhizidaceae: чешуевидные, часто крупные, никогда не бывают по-настоящему камерными, а если и бывают, то асимметричными. *Астрохиза*, Sandahl; *Haliphyseta*, Bowerb.; *Саккаммина*, M. Sars (рис. 13, 1); *Лофтусия*, Brady.

3. Lituolidaceae: чешуйчатые, часто симметричные или регулярно спиралевидные, изоморфные с известковыми формами: камеры в старом состоянии часто "лабиринтообразны" из-за вставания материала стен. *Литуола*, Лам.; *Реофакс*, Монф.; *Аммодискус*, Ройсс; *Трохаммина*, Паркер и Джеффрис.

4. Miliolidaceae: тест белокрылый, неперфорированный, спирально свернутый или циклический, часто камерный, за исключением *Cornuspira*: простой у *Squamulina*. *Cornuspira*, Max Sch.; *Peneroplis*, Montf.; *Милуолина*, Лам. (вкл. *Biloculina* (рис. 15), *Triloculina*, *Quinqueloculina* (рис. 14, 4; 15, Б), *Spiroloculina* (рис. 13, 5) d'Orb.); *Alveolina*, d'Orb.; *Hauerina*, d'Orb.; *Calcituba*, Roboz; *Orbitolites*, Lam.; *Orbiculina*, Лам.; *Альвеолина*, Парк. и Джеффр.; *Nubecularia*, Def.; *Squamulina*, Max Sch. (Рис. 14, 3).

5. Textulariaceae: проба известковая, гиалиновая, перфорированная; камеры увеличиваются в размере в два чередующихся ряда, или в три, или переходят в спираль. *Текстулярия*, Def.; *Булимина*, d'Orb.; *Кассидулина*, d'Orb.

6. Хейлостомелловые: тест стекловидный, нежный, с мелкими отверстиями, камерный, изоморфный спиральным формам Miliolidaceae. *Cheilostomella*, Reuss.

7. Lagenaceae: Тест стекловидный, с очень мелкими отверстиями, камеры с отчетливым пиломом, выступающим (эктозолециальные) или загнутым внутрь (энтозолециальные), часто переходящим в раковину, похожую на ожерелье. *Лагена*, Уокер и Бойз (рис. 13, 2); *Нодозария*, Лам. (Рис. 13, 3); *Cristellaria*, Lam.; *Frondicularia*, Def. (Рис. 13, 4); *Полиморфина*, Lam.; *Рамулина*, Райт.

8. Globigerinidae: тест стекловидный, перфорированный; камер мало, они расширены и расположены в виде плоской или конической спирали, обычно с пилемой в форме полумесяца на последней. *Глобигерина*, д'Орб. (Рис.). 13, 6; 16, 2); *Хастигерина*, Wuv. Тома.; *Орбулина*, д'Орб. (Рис. 16, 1).

9. Rotaliaceae: тест стекловидный, перфорированный, обычно в виде конической спирали (наподобие улитки), камеры часто подразделяются на камерлеты, с правильной стенкой и промежуточным скелетом, пересеченным каналами. *Роталия*, Лам. (Рис. 14, 2); *Planorbulina*, d'Orb. (Рис. 13, 9); *Polytrema*, Risso; *Spirillina*, Ehr. (без перегородок); *Patellina*, Will.; *Discorbina*, P. и J. (рис. 13, 7).

10. Nummulitaceae: тест обычно представляет собой сложную спираль, витки которой полностью повторяют свои предшественницы: стенка тонко трубчатая, часто с правильной стенкой и промежуточным каркасом. *Фузулина*, рыба; *Полистомелла*, лам.; *Нуммулиты*, d'Orb. (Рис. 13, 11); *Орбитоиды*, орбита.

Аллогромадные представляют собой хорошо выраженный и обособленный отряд, в целом напоминающий *Rhizopoda Filosa*, и часто встречаются вместе с ними в пресной воде, в то время как все остальные фораминиферы относятся к морским. Видовой род, *Allogromia* (рис. 14, 1), имеет овальный хитиновый панцирь. Социальная микрогromия (рис. 11) часто встречается в агрегатах, псевдоподии соседей сливаются там, где они встречаются, в общую сеть. Это происходит из-за того, что одна из двух дочерних клеток при каждом делении, которая не сохраняет родительскую оболочку, остается в связи со своей сестрой, которая сохраняет: иногда, однако, она втягивает свои псевдоподии, за исключением двух, которые становятся жгутиками, с помощью которых она может уплыть. Испытание *Памфага* - это всего лишь пленка. У *Lieberkühnia* (рис. 12) вряд ли это так; хотя тело не выделяет тонкие псевдоподии напрямую, но выделяет толстый отросток, или "стилоподий", [78] сравнимый с протоплазмой, выступающей через пилому ее лучше защищенных союзников; и от этого, которое часто тянется назад параллельно удлинённому телу, выделяется сетка псевдоподий. *Диафородон* имеет раковину, напоминающую раковину *Диффлюгии* (рис. 10, D, стр. 55), образованную из песчаных фрагментов, но с промежутками между ними, через которые, а также через две пилемы проходят псевдоподии. У всех них раковина формируется, как у ризоподий, раз и навсегда и впоследствии не растет; а пресноводные формы, которых большинство, имеют одну или несколько сократительных вакуолей; у аллогромий их очень много, они разбросаны по расширенной протоплазматической сети.

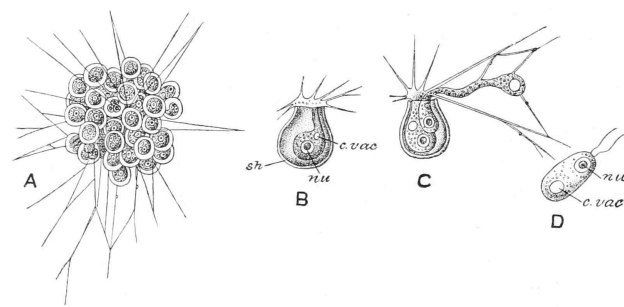


Рис. 11.—Социальная микрогromия. А, целая колония; В, одиночный зооид; С, зооид, подвергшийся бинарному делению, с одной из дочерних клеток, выползающей из оболочки; D, жгутики. c.vac, сократительная вакуоль; nu, ядро; sh, оболочка. (От Паркера и Хасвелла, в честь Хертвиг и Лессера.)

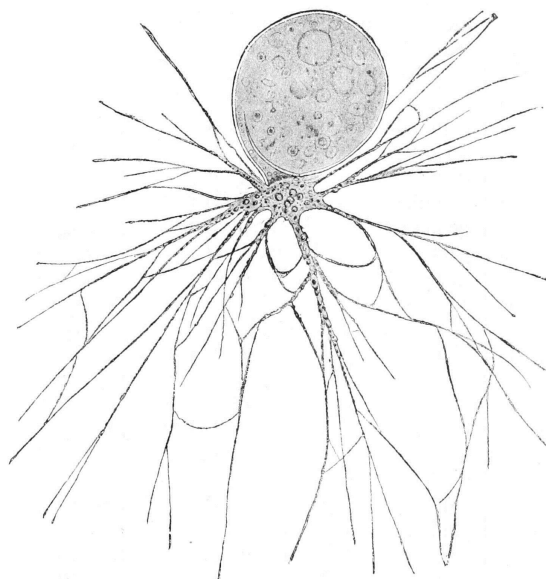


Рис. 12.—*Либеркюния*, пресноводный ризоподий, из яйцевидной оболочки которого выступают разветвленные псевдоподиальные нити. (Из Verworn.)

Ко всем остальным морским семействам можно относиться в целом, прежде чем отмечать их особые признаки. Их морская среда обитания разнообразна, но в большинстве случаев ограничена. Некоторые из них простираются вверх по солоноватой воде устьев рек: большое количество встречается между отметками прилива или на так называемом прибрежном шельфе, простирающемся до глубоководья; они по большей части прикреплены к водорослям или лежат среди песка или на иле. Другие формы, опять же, являются пелагическими, такими как *Globigerina* (рис. 13, 6, 16, 17) и их союзники, и плавают как часть планктона, поверхность их раковин расширена тонкими шипиками, их псевдоподии длинные и расходящиеся, а внешняя часть их цитоплазмы сильно вакуолизирована ("альвеолярная") и, вероятно, содержит жидкость светлее морской воды, как у радиолярий. Даже они, после своей смерти и распада протоплазмы, должны опускаться на дно (теряя мелкие колючки под действием раствора по мере их падения); и они накапливаются там, образуя легкую илистую грязь, "глобигериновый ил" географов, на глубинах, где углекислоты под давлением недостаточно для растворения более твердого известкового вещества. Серый мел - это такой ил, уплотнившийся по прошествии времени и под давлением перекрывающих слоев. Некоторые фораминиферы обитают на морском дне даже на самых больших глубинах, и, конечно, их панцирь не состоит из известкового вещества. Фораминиферы могут быть получены для исследования путем тщательного промывания песка или ила, собранных на пляже на разных уровнях между отметками прилива, или с помощью выемки грунта, или путем тщательного исследования поверхности морских водорослей, или путем промывания их корней, или, опять же, с помощью надводной или глубоководной буксирной сети. Песок, используемый для придания массы губкам для продажи, является готовым источником большого количества форм, и его можно получить по запросу у продавцов губок, для которых он является бесполезным отходом производства. Если этот песок высушить в духовке, а затем высыпать в воду, пустые ракушки, наполненные воздухом, всплывут на поверхность и могут быть отсортированы с помощью тонкой шелковой или проволочной сетки.

Из-за сходства раковин многих из них с "Наутилуcom" д'Орбиньи сначала описал их как мельчайших головоногих моллюсков, или каракатиц,^[79] и их истинная природа была выяснена только в прошлом веке благодаря трудам Уильямсона, Карпентера, Дюжардена и Макса Шульце. Сначала они обладают только одним ядром, но на стадии взросления могут стать многоядерными без деления, и это особенно характерно для "микросферических" состояний, проявляющихся у многих из тех, у кого сложная оболочка; ядро склонно выделять фрагменты (хромидии), которые рассеяны в цитоплазме. Поначалу, также во всех случаях, оболочка имеет всего одну камеру, и у некоторых это состояние сохраняется на протяжении всей жизни. Когда количество камер увеличивается, их количество не имеет никакого отношения к количеству ядер, которое остается намного меньшим до тех пор, пока не начнется формирование выводка.

Вещество оболочки, если оно известковое, бывает одного из двух типов, белесое или стекловидное, о которых мы уже упоминали, но *Политрема*, форма очень неправильной формы, хотя и со свободными отверстиями, имеет приятный розовый цвет. В известковые раковины могут быть внедрены песчаные частицы, образующие переход к Аренацее. В них цемент имеет органическую основу, связанную с известковым или железистым веществом; однако в некоторых случаях цемент представляет собой фосфат железа. В проходящем свете панцири свиноподобных часто становятся темно-коричневыми.

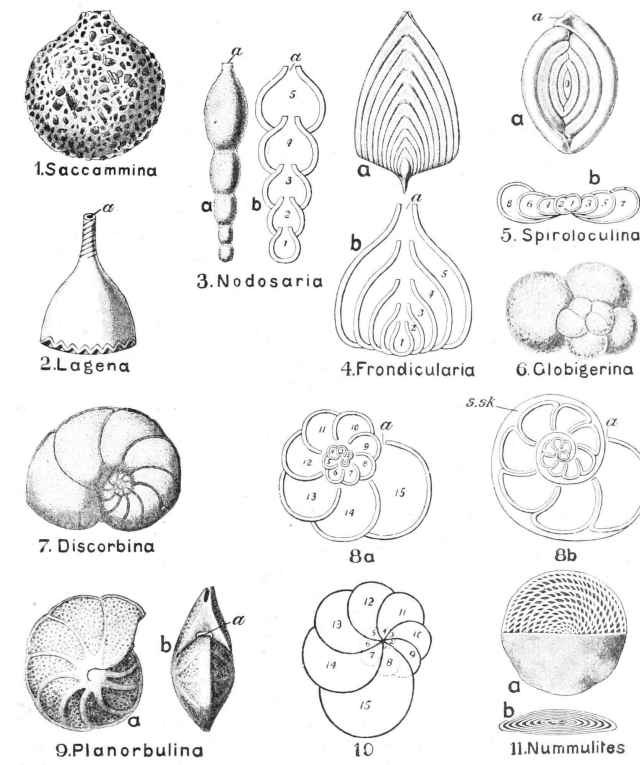


Рис. 13.—Раковины *фораминифер*. На рис. 3, 4 и 5 *a* показан вид поверхности, а *b* - разрез; 8*a* представляет собой схему свернутой ячейки без дополнительного каркаса; 8*b* аналогичной формы с дополнительным каркасом (*s.sk*); и 10 формы с перекрывающимися завитками; на рис. 11*a* половина раковины показана в горизонтальном разрезе; *b* - вертикальный разрез; *a* - отверстие в раковине; 1-15 - последовательные камеры, 1 всегда самая старая или начальная камера. (От Паркера и Хасвелла, в честь других авторов.)

Несмотря на кажущуюся однородность протоплазматического тела в этой группе, оболочка бесконечно разнообразна по форме. Как пишет Карпентер, ссылаясь на Аренацею, "В природе нет ничего более удивительного, чем создание этих сложных и симметричных структур из простых желеобразных крупинок, не представляющих никаких следов какой бы то ни было определенной организации, которую мы привыкли рассматривать как необходимую для проявлений сознательной жизни.... Тесты (оболочки), которые они сооружают, при большом увеличении выдерживают сравнение с самой искусной кладкой человека. С того же песчаного дна одни виды собирают самые крупные зерна кварца, соединяют их вместе с железистым цементом и таким образом получают тест в форме колбы с коротким горлышком и единственным большим отверстием; другие собирают более мелкие зерна и соединяют их с тем же цементом в идеально сферические пробы самого необычного качества, перфорированные многочисленными мелкими порами, расположенными через довольно равные промежутки. Другой вид выбирает мельчайшие песчинки и концевые части спикул губок и собирает их вместе — по-видимому, вообще без цемента, а простым укладыванием спикул — в идеальные белые сферы, подобные гомеопатическим шарикам, каждая из которых имеет отверстие с одной трещиной. И еще один, который представляет собой прямой многокамерный тест, при котором коническая горловина каждой камеры выступает в полость следующей, при этом стенки камер формируются из обычных песчинок, довольно слабо скрепленных друг с другом, а конические горловины камер формируются за счет прочного склеивания граничащих с ними зерен кварца." Структура оболочки действительно изменчива. Пилома может быть одиночной или представлена рядом отверстий (*Peneroplis*, *Orbitolites*), или, опять же, может быть несколько пилом (*Calcituba*); и, опять же, кроме стилоподия, во всей "стекловидной

оболочке" и во многих "аренацях" имеются многочисленные рассеянные поры для выступления псевдоподий; и, как мы увидим, это может оказывать заметное влияние на структуру раковины.

В некоторых случаях оболочка простая, а у *Cornuspira* и *Spirillina* увеличивается так, что имеет форму плоской свернутой трубки. У *кальцитубы* раковина разветвляется неравномерно, дихотомически, и более старые части отламываются по мере того, как съедаются водоросли, на которых они растут, и опускаются на дно, в то время как более молодые ветви продолжают расти и ветвиться. Упавшие кусочки, если они попадают на живой сорняк, прикрепляются к нему и повторяют первоначальный рост; если нет, протоплазма выползает наружу, находит свежий сорняк и формирует новую трубку. В "Политаламии" новые камеры образуются за счет избытка появляющейся протоплазмы, которая окружает себя оболочкой, органически связанной с существующей камерой или камерами, и в пространственном соотношении, которое следует определенным законам, характерным для вида или стадии его роста, так что возникают кольцевые, спиральные или неправильные комплексы (см. рис. 13).

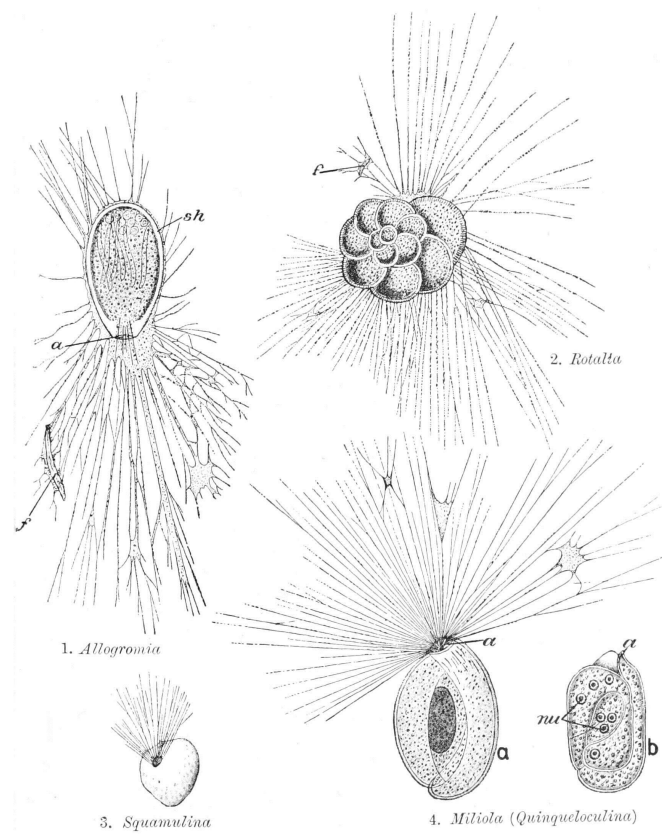


Рис. 14. Различные формы фораминифер. На рис. 4, Милиола, *a*, показано живое животное; *b*, то же самое убитое и окрашенное; *a*, отверстие в панцире; *f*, частицы пищи; *nu*, ядро; *рыба*, панцирь. (От Паркера и Хасвелла, в честь других авторов.)

В большинстве случаев часть ранее существовавшей камеры рядом с пиломой служит задней частью новой камеры, а старая пилема становится каналом связи. Но в некоторых "Перфоратах" каждая новая камера образует целую стенку ("правильная стенка", рис. 13, 8б), а пространство между двумя смежными стенками заполнено промежуточным слоем, пересеченным каналами, сообщающимися с полостями камер ("промежуточный скелет"), в то время как внешний слой того же характера может образовывать сплошное покрытие. Раковина *Perforata* может быть украшена выемками или тонкими шипиками, которые служат для увеличения поверхности опоры у таких плавающих форм, как *Globigerina*, *Hastigerina* и им подобных (рис. 17). У "Имперфорантных" внешний слой часто украшен правильными узорами из углублений, выступов и т.д., которые, вероятно, образованы тонким отраженным внешним слоем протоплазмы. В некоторых "Аренацях" образуется "лабиринтообразный" комплекс пластинок.

Очень примечательным моментом, который привел к большой путанице в изучении фораминифер, является тот факт, что раковина, на которой мы основываем наши признаки классификации, может очень сильно различаться даже у одной и той же особи. Таким образом, у рода *Orbitolites* первые несколько камер раковины имеют характер милиолины, у *Orbiculina* из *Peneroplis*. Расположения милиолиновой оболочки, известные как трилокулин, Квинквелокулин и Билокулин соответственно, могут следовать друг за другом в одной и той же оболочке (рис. 14, 4, 15). Раковина может начинаться как спираль и заканчиваться прямым продолжением: опять же, сферическая *орбулина* (рис. 16 1) формируется как вложение в раковину, неотличимую от *Глобигерины*, которая в конечном итоге поглощается. В некоторых случаях, как указал Рамблер, более позднее и более высокое развитие

проявляется в впервые сформированных камерах, в то время как более поздние, молодые камеры остаются на более низкой стадии, как в случае спирального перехода в прямую последовательность; но другие приведенные нами случаи показывают, что это не всегда так. У *лагены* (рис. 13, 2) пилома образует короткую трубку, которая может выступать из раковины или загибаться внутрь нее, так что для последней формы был основан род *Entosolenia*. Раковины, идентичные по мельчайшей скульптуре, однако, встречаются с любой формой шейки, и, более того, политаламиальные раковины (*узелковые раковины*, рис. 13 3), образованные почти прямой последовательностью *лагеноподобных* камер, могут иметь эти камеры с их сообщениями любого типа. Рамблер заходит так далеко, что предполагает, что все так называемые *раковины лагены* являются либо *первой сформированной камерой* узелковидной особи, которая еще не стала политаламной из-за образования более молодых, либо образуются в результате разделения взрослой узелковидной особи на отдельные камеры.,,

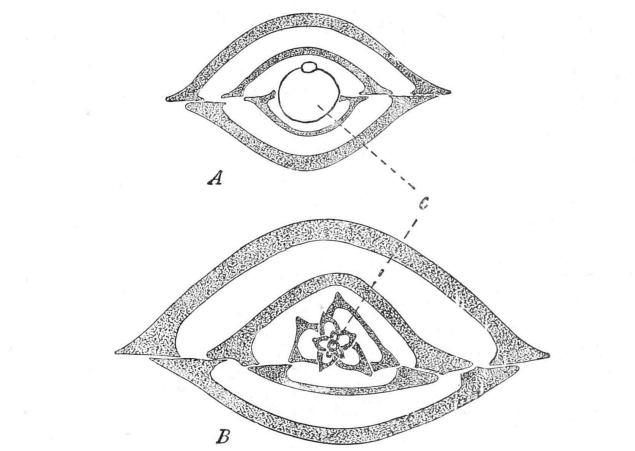


Рис. 15.—А, Мегалосфера; Б, микросферическая оболочка *Билокулины*. в, начальная камера. Микросферическая форма начинается с типа *Quinqueloculina*. (Из книги Калкинса "Простейшие.")

Многие виды, обитающие в камерах, демонстрируют замечательный диморфизм, впервые отмеченный Шлюмбергерой и окончательно объясненный Дж. Дж. Листером и Шаудинном. Это проявляется в размере начальной камеры; соответственно, эти две формы можно различить как "микросферическую" и "мегалосферную" соответственно (рис. 15), причем последняя является гораздо более распространенной. Микросферическая форма всегда имеет множество ядер, мегалосферная - одно, за исключением периода приближения к размножению. Однако хромидиальные массы присутствуют в обеих формах. История жизни была полностью проработана у *Polystomella* Шаудинном и в значительной степени у *Polystomella*, *орбитолитов* и т.д. Листером; и та же схема, по-видимому, является общей для класса, по крайней мере, там, где наблюдается отмеченный диморфизм. Микросферическая форма дает рождение только мегалосферным, но последние могут воспроизводить мегалосферные выводки или давать начало ройщикам, которые путем своего (экзогамного) спаривания производят микросферное потомство. Микросферические формы рано становятся многоядерными, а также имеют многочисленные хромидии, отделяющиеся от ядер, которые они в конечном итоге заменяют. Они собираются во внешней части оболочки и агрегируются в новые ядра, вокруг которых концентрируется цитоплазма, чтобы разделиться на столько амебоидных молодых "псевдоподиоспор", сколько имеется ядер. Они выходят из оболочки или высвобождаются при ее распаде и облекаются в оболочку, образуя первоначальную большую центральную камеру или мегалосферу.

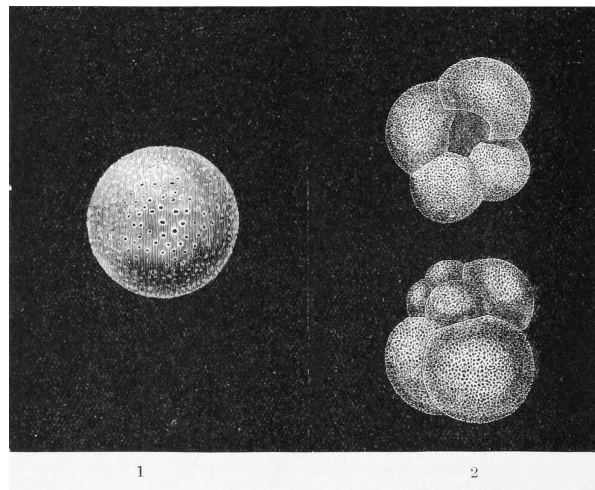


Рис. 16.-1, *Орбулина универсальная*. Сильно увеличенный. 2, *Globigerina bulloides*. Сильно увеличенный. (Из Уивилла Томсона, в честь д'Орбиньи.)

В обычной жизни мегалосферной формы большая часть цветного вещества объединяется в ядро, часть все еще остается рассеянной. В конце роста само ядро распадается, и хромидии концентрируются на ряде маленьких везикулярных ядер, каждое из которых присваивает себе небольшую окружающую зону толстой плазмы, а затем дважды делится путем митоза; и образовавшиеся таким образом 4-ядерные клетки распадаются на такое же количество 1-ядерных и 2-жгутиковых роевиков, которые конъюгируют только *экзогамно*.^[80] Слияние их ядер происходит с некоторой задержкой: в конечном итоге ядро зиготы делится на две части, образуется оболочка, и мы получаем микросферу, которая, таким образом, является многоядерной *ab initio*. Как мы видели, ядра микросферы в конечном итоге замещаются хромидиями, и все плазменное тело делится на псевдоподиоспоры, которые вырастают в мегалосферную форму.

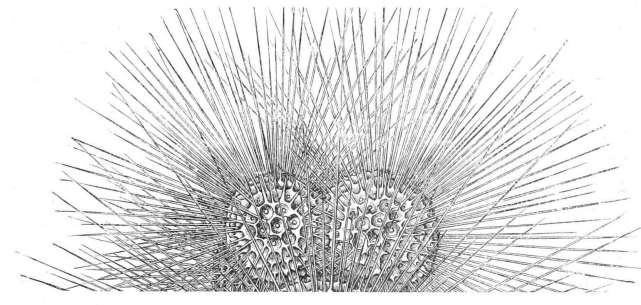


Рис. 17.—Панцирь *Globigerina bulloides* из сачка, показывающий расположение шипов. (От Уивилла Томсона.)

У родов *Perforate*, *Patellina* и *Discorbina*, пластогамия предшествует образованию выводка, цитоплазмы 2-5 спаривающихся особей образуют тесное соединение; а затем ядра продолжают распадаться *без слияния*, в то время как цитоплазма агрегирует вокруг молодых ядер с образованием амёб, которые приобретают оболочку и отделяются. В обоих случаях таким образом спариваются формы с одним ядром, соответствующие *мегалосферным* формам, и процесс формирования выводка, с *соответствующими изменениями*, такой же, как у этих форм. Сходные особи могут размножаться одинаковым образом у обоих родов без этого пластогамного спаривания, которое, следовательно, хотя и является, вероятно, выгодным, но не существенным. Если псевдоподиоспоры формируют свои оболочки, находясь рядом друг с другом, они могут сливаться, образуя монстров, как это часто происходит в *орбитолитах*.^[81]

Прямое экономическое использование фораминифер, возможно, больше, чем у любой другой группы простейших. Мел состоит в основном из *Textularia* и родственных форм, смешанных со скелетами *Coccolithophoridae* (стр. [113-114](#)), известных как кокколиты и др. Парижский известняк Гроссье, используемый в качестве строительного камня, в основном состоит из раковин милиолинов эоценового возраста; нуммулиты того же возраста из Средиземноморского бассейна являются основным компонентом камня, из которого построены египетские пирамиды. Наши собственные оолитовые известняки состоят из конкреций вокруг центрального ядра, которое часто оказывается мелкой фораминисцентной оболочкой.

Палеонтология отдельных родов рассматривается в недавних работах Чепмена и Листера. Они простираются от нижнего кембрия, характеризующегося родами перфорированных гиалинов, такими как *Lagena*, до наших дней. Гигантские аренообразные формы, такие как *лофтузии*, относятся к третичным представителям; но известняки, образованные *главным* образом из их раковин, начинаются в каменноугольном периоде. Так называемые зеленые пески содержат зеленоватые гранулы "глауконита", содержащие силикат железа, отложившиеся в виде отливки в камерах фораминифер и часто обнажающиеся из-за раствора самой известковой скорлупы. Такие гранулы встречаются в глубоководных отложениях современности.[\[82\]](#)

3. Гелиозои

Sarcodina с расходящимися неанастомозирующими псевдоподиями из зернистой протоплазмы, каждая с жестким осевым стержнем, переходящим в плазму тела; нет центральной капсулы или прозрачной эктоплазмы; скелет при наличии кремнистый; ядро одиночное или множественное; сократительная вакуоль (или вакуоли) у пресноводных видов поверхностная и выступает на поверхность в диастолу; размножение путем деления или почкования в активном состоянии или путем образования расплода в кисте, дающее начало покоящимся спорам; конъюгация изогамна только у двух видов полностью. изучен; среда обитания плавающая или среди водорослей, в основном пресноводная.

1. Голый или с инвестицией, только в инкапсулированном виде.

АФРОТОРАКА.—*Actinolphus* F.E. S.ch.; *Myxastrum* Haeck.; *Gymnosphaera* Sassaki; *Dimorpha* (рис. 37, 5, стр. [112](#)) Gruber; *Actinomonas* Kent; *Actinophrys* Ehrb.; *Actinosphaerium* St.; *Camptonema* Schaud; *Nuclearia* Cienk.

2. Покрытый студенистым слоем, иногда пересекаемый более прочной эластичной сеткой.

ХЛАМИДОФОРА.—*Heterophrys* Arch.; *Mastigophrys* Frenzel; *Acanthocystis*, Carter.

3. Эктоплазма с отчетливыми кремнистыми спикулами.

СНАЛАРОТНОРАКА.—*Рафидиофрис* Арх.

4. Скелет - непрерывный, выемчатый панцирь, иногда с ножкой.

ДЕСМОТОРАКА.—*Myriophrys* Penard; *Clathrulina* Cienk.; *Orbulinella* Entz.

Этот класс сначала рассматривался и описывался как пресноводные радиолярии, но различия были слишком велики, чтобы ускользнуть от внимания крупнейшего из ныне живущих специалистов по этой последней группе, Эрнста Геккеля, который в 1866 году создал *Heliozoa* для их получения. Мы обязаны нашими знаниями об этом главным образом трудам Съенковски, покойного Уильяма Арчера, Ф. Э. Шульце, Р. Хертвига, Лессера и, в

последнее время, Шаудинну, который опубликовал монографию об этом для "Тиррайха" (1896); а Пенар опубликовал более свежий отчет.

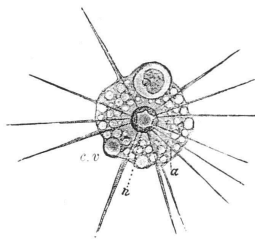


Рис. 18.—*Actinophrys sol*. a, аксиальная нить псевдоподии; c.v., сократительная вакуоль; n, ядро. (Из "Сравнительной анатомии" Ланга, по Гренахеру.)

Actinophrys sol Ehrb. (Рис. 18) - хороший и распространенный вид. Своим названием он обязан своему сходству с обычным рисунком солнца со сферическим телом и многочисленными близко посаженными расходящимися лучами. Цитоплазма имеет более грубо вакуолизированный внешний слой, иногда называемый эктосаркой, и более плотный внутренний слой, эндосарку. В центре рисунка находится большое ядро, к которому, как видно, сходятся продолжения лучей; псевдоподии содержат каждую жестковатую осевую нить,^[83] которая покрыта мелкозернистой плазмой, демонстрирующей токи гранул. Аксиальная нить исчезает, когда псевдоподии втягиваются или сгибаются, и впоследствии регенерируется. Это изгибание происходит, когда живая добыча прикасается к скату и прилипает к нему, при этом все ее соседи изгибаются, как щупальца росянки. Добыча опускается на поверхность эктоплазмы и погружается в нее с небольшим количеством воды, образуя питательную вакуоль. Деление - самый распространенный способ размножения, и временные пластогамные союзы не редкость. Возникающие в результате этих истинных спряжений, два и два, как описано Шаудинном. Вокруг этих двух образовывается студенистая стенка кисты, которая находится едва ли больше, чем в контакте с удаленными лучами. Затем в каждом из ядер происходит разделение на два, одно из которых выходит на поверхность и теряется (как "полярное тело"), в то время как другое приближается к соответствующему ядру партнера и соединяется с ним, при этом цитоплазмы сливаются. Внутри студенистой кисты сформированная таким образом зигота делится с образованием двух сестринских покоящихся спор, из каждой из которых через несколько дней выходит молодой *Actinophrys*, что действительно может иметь место после инцистации обычной формы без конъюгации.

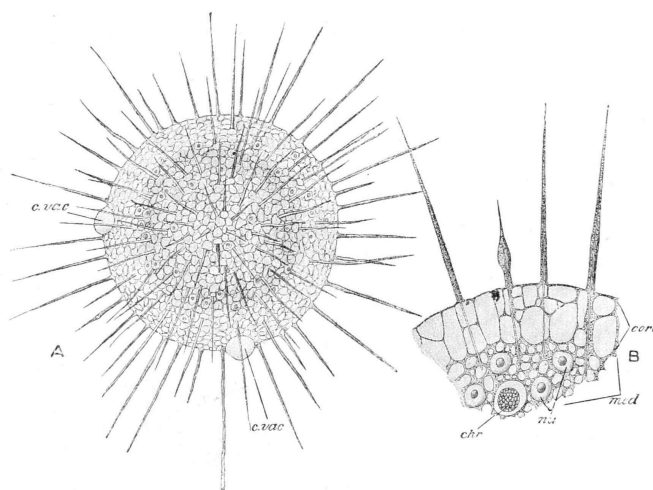


Рис. 19.—*Actinosphaerium eichornii*. **А**, все животное с двумя сократительными вакуолями (*c.vac*); **В**, сильно увеличенный участок, показывающий альвеолярную цитоплазму, псевдоподии с осевыми стержнями, безъядерную кору (*cort*), множественные ядра (*nu*) эндоплазмы (*med*) и пищевую вакуоль (*chr*). (От Паркера и Хасвелла.)

Аксиальные стержни псевдоподий могут проходить либо по окружности ядра, либо к центральной грануле, соответствующей, по-видимому, центросоме или блефаропласту; или опять же, в многоядерном морском роде *Camptonema*, каждый стержень упирается в отдельный колпачок на внешней стороне каждого ядра. Ядро одиночное у всех, кроме родов *Actinosphaerium*, *Myxastrum*, *Camptonema* и *Gymnosphaera*. Движения этой группы очень медленные и не до конца понятны. Было отмечено медленное переворачивание концов скатов, и у *Camptonema* они двигаются очень решительно, чтобы произвести локомоцию, все тело также движется на манер амебы; но отчетливым движениям этого вида при плавании нельзя дать никакого объяснения. Богато вакуолизированная эктоплазма, несомненно, помогает поддерживать клетку, и расширенные лучи должны служить той же цели, так широко расширяя поверхность. *Dimorpha* (рис. 37, 5, стр. 112) обладает способностью плавать, выпуская пару длинных жгутиков из окрестности эксцентрического ядра; а *Myriophrys* имеет ряд длинных жгутиковидных ресничек. У *Actinomonas* помимо псевдоподий есть ножка и единственный жгутик; эти роды образуют переход к жгутиковым.

Несколько видов обычно содержат зеленые тельца, которые размножаются двумя частями, и, вероятно, являются зоохлореллами, хламидомонадами той же природы, что мы обнаружим у некоторых инфузорий (стр. 154, 158), у пресноводных губок (см. стр. 175), у *Hydra viridis* (стр. 256) и у морских турбеллярий *Convoluta* (т. II, стр. 43).

Размножение путем деления не редкость, и в некоторых случаях (*Acanthocystis*) клетка становится многоядерной и отпочковывается от одноядерных клеток. В таких случаях в почках сначала отсутствует центросома, и новая сначала формируется в ядре и переходит в цитоплазму. Эти почки становятся 2-жгутиковыми, прежде чем осесть. У *Clathrulina* давно известно образование 2-жгутиковых зооспор (рис. 20, 3). У *Actinosphaerium* (рис. 19, 21), крупного вида, отличающегося от *Actinophrys* только наличием многочисленных ядер в эндоплазме, особый процесс, который мы охарактеризовали как *эндогамия*, приводит к образованию покоящихся спор. Животное втягивает свои лучи и инцисты; и количество ядер значительно уменьшается за счет их взаимного слияния, или растворения многих из них, или за комбинацию этих двух процессов. Затем организм распадается на клетки с одним ядром, и каждая из них окружает себя стенкой, образуя кисту второго порядка.

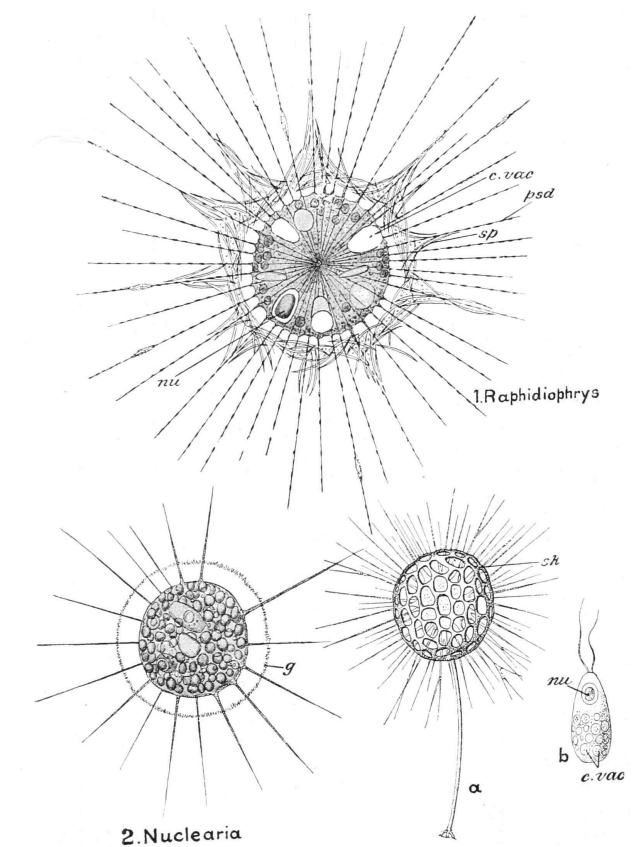


Рис. 20.- Различные формы гелиозоев. На рис. 3, *a* - все животное и *b* жгутики; *c.vac*, сократительная вакуоль; *g*, желатиновая оболочка; *nu*, ядро; *psd*, псевдоподии; *sk*, кремнистый скелет; *sp*, спикулы. (От Паркера и Хасвелла, в честь других авторов.)

Каждая из них делится, и затем две сестринские клетки конъюгируются тем же способом, что и у *Actinophrys*, но ядерных делений для образования спаривающегося ядра всего два, *т.е.* Ядро делится на две части, одна из которых выходит на поверхность в качестве первого полярного тела, а сестра этого снова делится, образуя второе полярное тело (которое также выходит на поверхность) и спаривающееся ядро.^[84] Затем две клетки полностью сливаются и окружают себя второй студенистой стенкой кисты, отделенной от внешней слоем кремнистых спикул. Ядро, по-видимому, делится по крайней мере дважды, прежде чем молодые особи выползают наружу, чтобы немедленно разделиться на столько *актинофрисоподобных* клеток, сколько было ядер; затем каждая из них размножает свои ядра, становясь апоцитарной, как у взрослой формы.

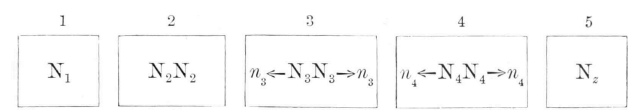


Рис. 21.—Диаграмма, иллюстрирующая конъюгацию *Actinosphaerium*. 1, исходная клетка; 2, ядро делится с образованием двух, $N_2 N_2$; 3, каждое ядро снова делится с образованием двух, N_3 и n_3 , последнее выходит с небольшим количеством цитоплазмы в виде abortивной клетки; 4, повторение того же процесса, что и в 3; 5, два ядра N_4 слились в сингамия с образованием ядра зиготы N_z .

Шаудинн признает 24 рода (и 7 сомнительных) и 41 вид (и 18 сомнительных). Ни один из них не является известным ископаемым. Их географическое распространение

космополитично, как и в случае с большинством мелких пресноводных протист; 8 родов исключительно морские, а *орбулинелла* была обнаружена только в соленом пруду; *Actinophrys sol* является как пресноводным, так и морским, а у *Actinolphus* 1 вид пресноводный, другой морской. Один из 14 видов *Acanthocystis* является морским; все остальные роды и виды обитают в пресной воде.^[85]

4. РАДИОЛЯРИИ

Саркодина с протоплазмой, разделенной перфорированной хитиновой центральной капсулой на центральную массу, окружающую ядро, и наружный слой; псевдоподии расходятся, никогда не соединяясь настолько, чтобы образовать заметную сеть; скелет либо кремнистый, из спикул, либо перфорированный; либо из четко расположенных спикул белкового вещества (акантина), иногда также сливающихся в решетчатую оболочку; размножение путем деления и зооспорами, образующимися в центральной капсуле. Среда обитания морская, взвешенная на поверхности (планктон), на различных глубинах (зональная) или у дна (абиссальная).

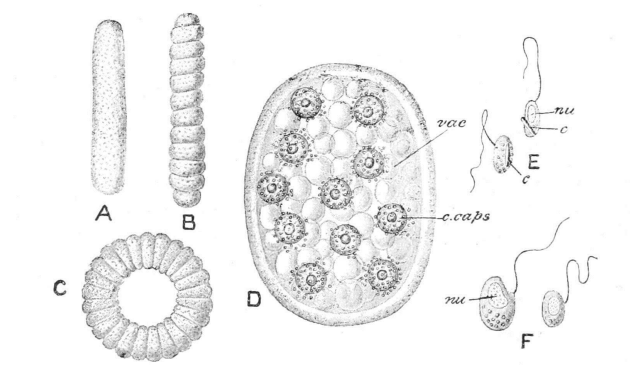


Рис. 22.—Инерция коллозума. А, В, С, три формы колонии; D, маленькая колония с центральными капсулами (с.caps), содержащими ядра, и альвеолами (vac) в эктоплазме; E, изоспоры с кристаллами (с); F, анизоспоры; nu, ядро. (От Паркера и Хасвелла.)

Ниже приводится классификация радиолярий Геккеля:—

I. ПОРУЛОЗА (ГОЛОТРИПАСТА).—Гомаксонический или почти такой. Центральная капсула в первую очередь сферическая; поры многочисленные, мелкие, рассеянные; в основном пелагические.

A. СПУМЕЛЛЯРИЯ (PERIPYLAEA).Равномерно разбросанные поры; скелет из твердых кремнистых спикул, или непрерывный, сетчатый или решетчатый, редко отсутствует; ядро делится поздно, предшествуя размножению.

B. АКАНТАРИЯ (АСТИРУЛАЕА).Поры, объединенные в отдельные участки; скелет обычно из 20 центрогенных, равномерно расходящихся колючек акантина, ветви которых могут сливаться в решетчатую оболочку; ядро делится рано.

II. ОСКУЛОЗА (МОНОТРИПАСТА).Моноаксонический; поры центральной капсулы ограничены базальной областью (osculum), иногда сопровождаются двумя (или более) меньшими oscula на апикальном полюсе, в основном зонариальными или абиссальными.

C. НАССЕЛЛЯРИЯ (МОНОРУЛАЕА).Центральная капсула яйцевидной формы, однослойная; на крышечке или базальном поле многочисленные поры; скелет кремнистый, обычно с главной спикулой треножной или кальтроповидной формы, переходящей путем разветвления в сложное кольцо или решетчатую колоколообразную оболочку; ядро эксцентричное, около апикального полюса.

D. RHAEODARIA (CANNOPYLAEA, Haeck.; TRIPYLAEA, Hertw.).—Центральная капсула сфероидальная, из двух слоев, во внешнем слое - крышечка с лучистыми ребрами и единственным отверстием, за которое выступает наружный слой; базальный оскулюм, зависящая трубка (хоботок); вспомогательный оскулюм, при наличии, более простой, обычно два расположены симметрично вокруг апикального полюса; скелет кремнистый, с сочетанием органических веществ, часто состоит из полых спикул; ядро сферическое, эксцентричное; экстракапсулярная протоплазма, содержащая скопление темных пигментных гранул ("феодиум").

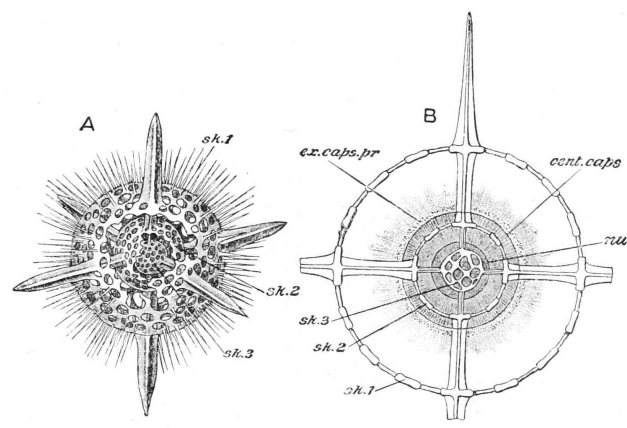


Рис. 23.—Астеракантион актиноммы. **А**, раковина с отколовшимися частями двух внешних сфер; **В**, разрез, показывающий связь скелета с животным, *центральные колпачки*, Центральная капсула; *ex.caps.pr*, экстракапсулярная протоплазма; *nu*, ядро; *sk.1*, наружная, *sk.2*, средняя, *sk.3*, внутренняя сфера скелета. (От Паркера и Хасвелла, в честь Геккеля и Хертвига.)

А. СПУМЕЛЛЯРИЯ.

Подрегион (1). COLLODARIA.^[86]—Скелет отсутствует или состоит из отдельных спикул; колониальный или простой.

Отряд i. Коллоидные.—Скелет отсутствует. (Семейства 1, 2.) *Thalassicolla* Huxl.; *Thalassophysa* Haeck.; *Collozoum* Haeck.; *Collosphaera* J. Müll.; *Actissa* Haeck.

Порядок II. Белоидные.—Скелет колосковидный. (Семейства 3, 4.)

Подрегион (2). СФЕРЕЛЛЯРИИ.—Скелет сплошной, решетчатый или губчатый, сетчатый.

Приказ III. SPHAEROIDEA.—Скелет из одной или нескольких концентрических сферических раковин; иногда колониальный. (Семейства 5-10.) *Халиомма* Эрб.; *Актиномма* Хек. (Рис. 23).

Порядок iv. PRUNOIDEA.—Скелет вытянутой сферической формы или цилиндра, иногда суженный к середине, одиночный или концентрический. (Семьи 11-17.)

Отряд v. ДИСКОИДЕИ. Раковина уплощенная, округлой формы, простая или концентрическая, редко спиральная. (Семейства 18-23.)

Отряд vi. LARCOIDEA.—Оболочка эллипсоидальная, со всеми тремя неравными или неправильными осями, иногда становящаяся спиральной. (Семейства 24-32.)^[87]

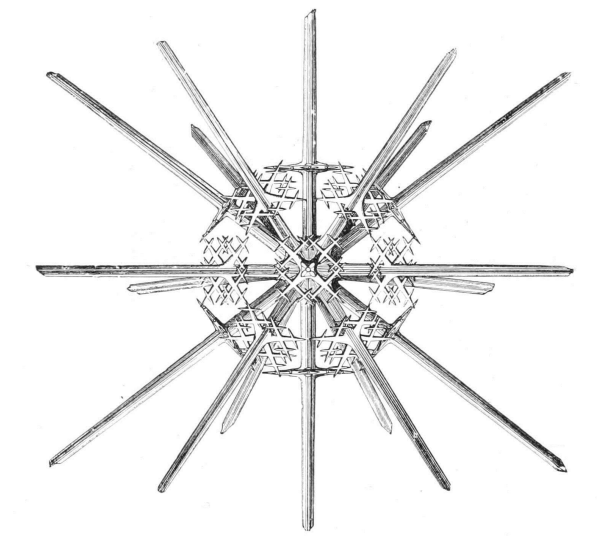


Рис. 24.—*Ксифаканта* (Акантария). С поверхности. Только скелет, $\times 100$, (из Уивилла Томсона.)

В. АКАНТАРИЯ.

Порядок vii. АКТИНЕЛИДЫ.—Многочисленные радиальные шипы, более 20, обычно расположены нерегулярно. (Семейства 33-35.) *Xiphacantha* Хек.

Порядок viii. АКАНТОНИДЫ.—Равные радиальные шипы. (Семьи 36-38.)

Приказ ix. СПНАЕРОПНРАСТА.— Радиальные шипы 20 с решетчатой сферической оболочкой, независимые от сетчатых шипов или образованные из них. (Семейства 39-41.) *Dorataspis* Хек. (Рис. 25, А).

Порядок x. ПРУНОПНРАСТА.—Радиальных шипов 20, неравных; решетчатая раковина, эллипсоидальная, двояковыпуклая или дважды коническая. (Семьи 42-44.)

С. НАССЕЛЛЯРИЯ.

Отряд xi. НАСКАЛЬНЫЕ.—Скелет отсутствует. (Семья 45.)

Приказ xii. ПЛЕСТОИДЕА.— Скелет из одной ветвящейся спиккулы, ветви иногда сетчатые, но никогда не образуют решетчатую оболочку или сагиттальное кольцо. (Семьи 46-47.)

Приказ xiii. СТЕРНОИДЕА.— Скелет с сагиттальным кольцом, продолжающимся разветвленной спиккулой, а иногда и другими кольцами или ветвями. (Семейства 48-51.) *Литоцерк* Теель (рис. 26, А).

Приказ XIV. СПΥРОИДЕА.—Скелет с решетчатой оболочкой, развившийся вокруг сагиттального кольца (cephalis) и суженный в сагиттальной плоскости, иногда с добавлением нижней камеры (грудной клетки). (Семьи 52-55.)

Отряд xv. ВОТРИОИДЕА.—Как у *Spyroidea*, но с головным щитком с 3-4 лопастями; нижние камеры, одна или несколько последовательно сформированных. (Семейства 56-58.)

Отряд xvi. СУРТОИДЕА.—Раковина, как у предыдущих отрядов, но без лопастей и перетяжек. (Семейства 59-70.) *Теоконус* Хека. (Рис. 25, Б).

D. ФЕОДАРИЯ.

Порядок XVII. РНАЕОСУСТИНА.—Скелет 0 или из отчетливых спикул; капсула расположена в центре. (Семейства 71-73.) *Aulactinium* Хек. (Рис. 26, Б).

Order xviii. ФЕОСФЕРИЯ.—Скелет простой или решетчатой сферы, без ротового отверстия (пиломы); капсула центральная. (Семьи 74-77.)

Приказ XIX. ФЕОГРОМИЯ.—Скелет простая решетчатая раковина с пиломой на одном конце главной оси; капсула эксцентрическая, субапикальная. (Семьи 78-82.) *Pharyngella* Наек.; *Тускарора* Мурр.; *Геккелиана* Мурр. (Рис. 28).

Приказ xx. РНАЕОСОНСНІА.— Раковина из двух створок, открывающаяся в плоскости ("фронтальной") из трех отверстий капсулы. (Семьи 83-85.)

Мы исключаем диктиохиду Геккеля со скелетом, напоминающим скелет *Stephoidea*, но из нечистого полого вещества феодарии (стр. [84](#)). В настоящее время их относят к силикофлагеллятам (стр. [114](#)).

Радиолярия отличается от всех других простейших хитиновой центральной капсулой, так что ее цитоплазма разделена на внешний слой, *экстракапсулярную* протоплазму (эктоплазму), и центральную массу, *интракапсулярную*, содержащую ядро.^[88]

The *экстракапсулярный* слой образует в своем веществе студенистую массу различной реакции, через которую сама плазма разветвляется в виде сети нитей ("саркодиктия"), объединяющихся на поверхности и образующих основу для псевдоподий. Это студенистое вещество составляет "калимму". Она в значительной степени вакуолизована, вакуоли ("альвеолы") исключительного размера, расположены в узлах плазматической сети и содержат жидкость, вероятно, с более низким удельным весом, чем морская вода; и их особенно много по направлению к поверхности, где они соприкасаются и становятся многоугольными. При механическом раздражении они исчезают, чтобы через некоторое время образоваться заново, что может объяснить опускание с поверхности во взбаламученной воде. Этот слой может содержать мельчайшие пигментные гранулы, но капельки масла и белкового вещества, часто встречающиеся в центральном слое, здесь редки. "Желтые клетки" симбиотической жгутиковой или водоросли, *зооксантеллы*, встроены в желе всех видов, кроме феодарии, и вся эктосарка имеет среднюю консистенцию твердого желе.

The *Псевдоподии* длинные и расходящиеся, с зернистым внешним слоем, потоковые движения которого непрерывны с движениями внутренней сети. У акантарий они содержат прочную осевую нить, подобную нити *Heliozoa*, которая прослеживается до центральной капсулы; и иногда пучок псевдоподий может срастаться, образуя толстый отросток, подобный жгутику ("саркофлагеллум"). Здесь также каждый отросток на выходе из желе окружен небольшим конусом сократительных нитей, *миофрисками*, действие которых, по-видимому, заключается в подтягивании желе и увеличении объема сферического тела, чтобы уменьшить его плотность.

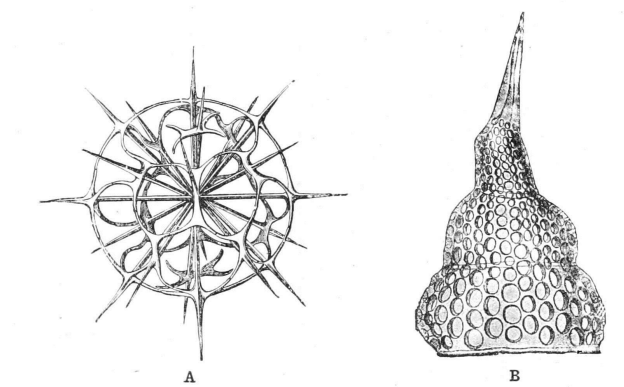


Рис. 25.—Скелеты радиолярий. А, *Доратаспис*; Б, *Теоконус*. (В честь Геккеля.)

The *Внутрикапсулярная протоплазма* не содержит зооксантелл, за исключением акантарий. Он менее обильно вакуолизирован и мелкозернист. В порулезной оболочке он имеет радиальное расположение с пирамидальными участками гиалиновой плазмы, разделенными промежутками, богатыми гранулами. Помимо альвеол с водянистым содержимым, в других присутствуют альбуминоидные вещества в растворе. Масляные капли, часто ярко окрашенные, встречаются либо в плазме, либо плавают в вакуолях любого типа; и они часто светятся ночью. В дополнение к ним внутрикапсулярная плазма содержит пигментные гранулы, чаще всего красного или оранжевого цвета, переходящие в желтый или коричневый, хотя также встречаются фиолетовый, синий и зеленый. "Феодиум",^[89] однако, который дал название Феодарии, представляет собой совокупность темно-серых, зеленых или коричневых гранул, которые, вероятно, образуются в эндоплазме, но накапливаются во внекапсулярной плазме оральной стороны центральной капсулы. В содержимом центральной капсулы также обнаружены неорганические конкременты и кристаллы, а также агрегаты неизвестного состава, напоминающие по структуре зерна крахмала.

У монопилей, или населлярий (рис. 25, Б, 26, А), эндоплазма дифференцируется над перфорированной областью центральной капсулы в конус расходящихся нитей, называемый "пороконом", которые могут быть каналами для сообщения между эктоплазмой и эндоплазмой или, возможно, служат, как предполагает Геккель, для поднятия за счет сокращения перфорированной области: он сравнивает их с миофановыми бороздками инфузорий. У феодарии (рис. 26, Б) во внешнем слое эндоплазмы над основным отверстием ("астропил") виден расходящийся слоистый конус, а вокруг двух дополнительных ("парапилы") - фибриллярный; а в некоторых случаях, продолжая их, весь внешний слой эндоплазмы имеет меридиональную исчерченность.

The *Ядро* содержится в эндоплазме и поначалу всегда одиночно, хотя может делиться снова и снова. Ядерная стенка представляет собой прочную мембрану, иногда мелкопористую. Если имеются концентрические оболочки, то сначала она занимает самую внутреннюю, которую она может фактически охватить, выступающие лепестки, которые проходят через несколько отверстий в решетке, в конце концов полностью сливаясь снаружи, так что не видно никаких признаков соединений. У населлярий аналогичный процесс обычно приводит к образованию лопастного ядра, содержащегося в такой же лопастной центральной капсуле. Хроматин ядра может быть сконцентрирован в центральную массу или распределен на несколько "ядрышек", или он может принимать форму скрученной, кишкообразной нити, или, опять же, ядерная плазма может быть сетчатой, с отложением хроматина в узлах сети.

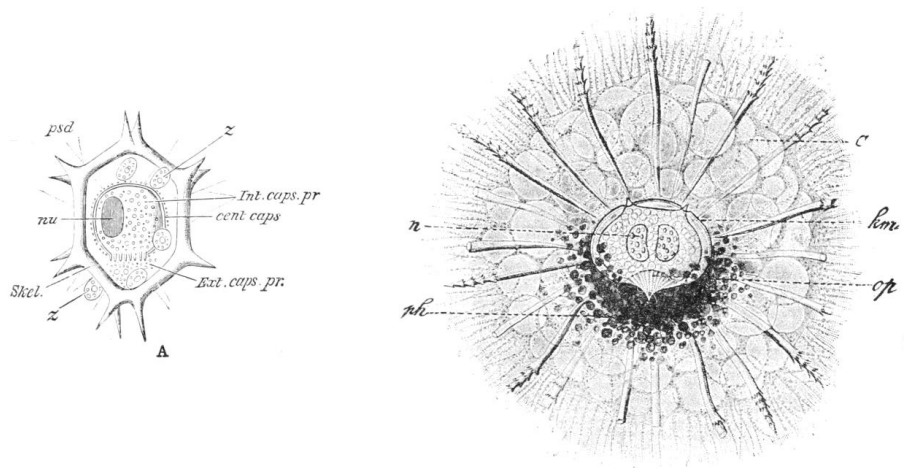


Рис. 26.—А, Кольцевидный литоцерк с сагиттальным кольцом (от Паркера и Хасвелла). В, *Aulactinium actinastrum*. C, калимма; cent.caps., km, центральная капсула; Ext.caps.pr., экстракапсулярная и Int.caps.pr., внутрикапсулярная протоплазма; n, ni, ядро; or, крышечная оболочка; ph, феодиум; psd, псевдоподий; Skel., скелет; z, зооксантелла. (Из "Сравнительной анатомии" Ланга, по Геккелю.)

Скелет этой группы различается, как показано в нашем конспекте, по нескольким подразделениям.^[90] Акантарии (рис. 24, 25, А) имеют скелет из расходящихся шипиков, сходящихся в центре рисунка эндоплазмы и отталкивающих ядро в одну сторону. Шипов обычно насчитывается 20, и они выступают из поверхности правильной сферической формы (из которой легко могут быть выведены остальные) радиально, пятью наборами по четыре в регионах, соответствующих экватору, тропикам и полярным кругам нашего мира. Четыре луча соседних окружностей чередуются, так что "полярные" и "экваториальные" лучи находятся на одном наборе меридианов на расстоянии 90° друг от друга, а "тропические" шипы находятся на промежуточных меридианах, как показано на рисунках. В результате тангенциального ветвления и встречи или слияния ветвей в некоторых семействах образуются сетчатые (рис. 23, 24, 25) и решетчатые раковины с кругами отверстий или пиломами вокруг оснований шипов. У *Sphaerocapsidae* шипы отсутствуют, но их первоначальное расположение определяется по 20 кольцам пиллом.

У шпумеллярий простейшей формой (кремнистого) скелета являются отдельные спикулы, простые или сложные, переходящие в решетчатую раковину, часто с одним или несколькими более крупными отверстиями (пиломами). Расходящиеся шипы часто пересекают всю полость, становясь непрерывными с ее решетчатой стенкой, и прочно связывают последовательные зоны, когда они присутствуют (рис. 23).

Калькаромма calcareea была описана Уивиллом Томсоном как имеющая оболочку из соединенных известковых дисков, а *Миксобрахия*, по Геккелю, как имеющая скопления известковых кокколитов и кокосфер. В обоих случаях мы имеем дело с радиоляриями, не имеющими скелета, но сохраняющими непереваренные оболочки своей пищи, в первом случае (*Actissa*) сплошным слоем, во втором (*Thalassicolla*) скоплениями, которые под действием своего веса обвисают и вытягивают нижнюю полусферу в отдельные рукава.

(Кремнистый) скелет населлярий отсутствует только у нассоидей и никогда не представлен отчетливыми спикулами. Его простейшая форма - "треножник" с опущенными ножками и центральной капсулой, опирающейся на его вершину. Добавление четвертой конечности превращает треножник в "калтруп", центральная капсула в данном случае

находится между перевернутой ножкой и двумя из трех нижних, которые считаются "переднелатеральными"; нечетная нижняя ножка, как и перевернутая, является "задней". Опять же, скелет может представлять собой "сагиттальное кольцо", часто разветвленное и шиповатое (рис. 26, А), или сочетаться с треножником или калтропом, или усложняться добавлением одного или нескольких горизонтальных колец. Другой тип представлен "решетчатой камерой", окружающей центральную капсулу, с широким отверстием ("пиломой") внизу. Это называется "цефалисом"; его можно различными способами комбинировать с сагиттальным кольцом и треножником или калтропом; и, опять же, его можно удлинить за счет добавления одной, двух или трех нижних камер, последняя открывается пиломой (рис. 25, Б). Они называются "грудная клетка", "брюшная полость" и "постбрюшная область" соответственно.

У феодарии скелет может отсутствовать, быть шиповидным (из рыхлых или соединенных спикул) или решетчатым, сплошным или двустворчатым. Он состоит из кремнезема в сочетании с органическими веществами, поэтому при нагревании обугливается, легче растворяется и не сохраняется при окаменении. Спикулы или решетка полые, часто с центральной нитью, проходящей в центре студенистого содержимого. Решетчатая структура панциря Challengeridae (рис. 28) настолько тонкая, что напоминает структуру панциря диатомовых. У феококонхиды раковина состоит из двух половинок, разделенных вдоль "фронтальной" плоскости трех отверстий капсулы.

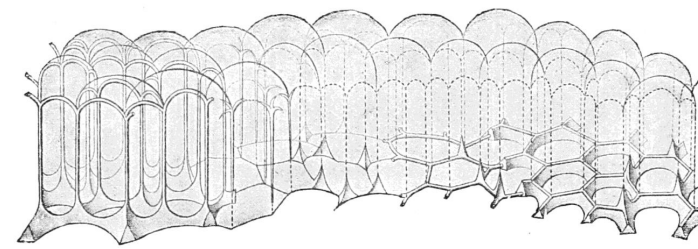


Рис. 27.- Схема различных возможных форм скелета, отложившихся в сетках альвеолярной системы, большинство из которых реализованы в радиоляриях. (Из Верворна, в честь Дрейера.)

Центральная капсула (редко незаметная и ее трудно, если не невозможно, продемонстрировать) состоит из вещества, напоминающего хитин, хотя его химические реакции до сих пор полностью не изучены и действительно варьируются от вида к виду. Он состоит из одного слоя, за исключением *Феодарии*, где он двойной. Крышечная оболочка в этой группе, т.е. Область вокруг отверстия, состоит из внешнего слоя, который утолщен в радиальном направлении, и тонкого внутреннего слоя; первый образует выступающую трубку ("хоботок").

Размножение у радиолярий может быть простым делением из-за последовательного двойного деления ядра, капсулы и эктоплазмы. Если опустить этот последний признак, мы имеем колониальный организм, состоящий из общей эктоплазмы, содержащей многочисленные центральные капсулы; и роды, в которых это встречается, все принадлежащие к Periphyllaea, ранее были отделены (как Polycyttaria) от оставшихся радиолярий (Monocyttaria). У них может либо отсутствовать скелет (Collozoidae, рис. 22), либо быть скелет из отдельных спикул (Sphaerizoidae), либо обладать решетчатыми раковинами (Collosphaeridae), по одной на каждую капсулу, и, следовательно, они, по-видимому, принадлежат, поскольку различаются только своим колониальным обликом, к нескольким группам, имеющим эти соответствующие признаки. Боргерт хорошо изучил

деление у *Aulacantha* (феодария).^[91] Он обнаруживает, что в этом случае скелет делится между дочерними клетками, а недостающая часть регенерируется. В случаях, когда это невозможно, одна из дочерних клеток сохраняет старый скелет, а другая отделяется в виде почки для формирования нового скелета.

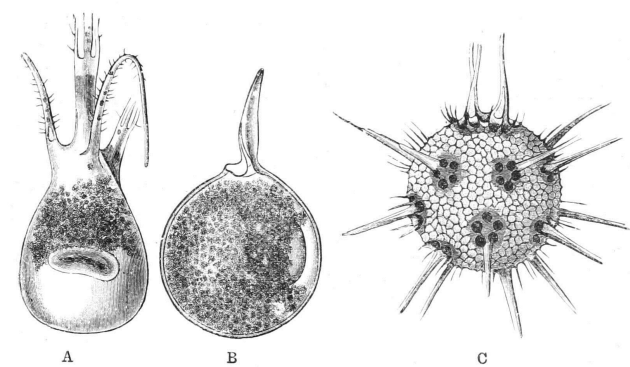


Рис. 28.—Раковины Challengeridae: **A**, *Tuscarora*; **B**, *Pharyngella*; **C**, *Haeckeliana*. (От Уивилла Томсона.)

Описаны два способа размножения жгутиковыми зооспорами (рис. 22). В одном режиме все зооспоры одинаковы — изоспоры - и часто содержат кристаллы белковой природы, а также маслянистые шарики. Только у полициттариев был замечен второй способ спорообразования, причем у того же вида, у которого происходит образование изоспор. Здесь образуются "анизоспоры", а именно крупные "мега-" и мелкие "микрозооспоры". Вероятно, они спариваются как самец и самка соответственно; но ни этот процесс не наблюдался, ни какой-либо продукт такого спаривания (зигота) не был распознан. В каждом случае в образовании зооспор участвует только эндоплазма: ядро сначала подвергается делению выводка, и плазма внутри капсулы концентрируется вокруг своего потомства и разделяется на споры; внекапсулярная плазма распадается.^[92]

The **Желтые клетки** (*Зооксантелла*), столь часто встречающиеся в радиоляриях, долгое время считались составляющими их организма. Съенковски обнаружил, что когда хозяин погибал от содержания в неизменной воде, желтые клетки выживали и свободно размножались, часто выходя из желатинизированной клеточной стенки в виде бифлагеллятных зооспор. Клеточная стенка состоит из целлюлозы. Клетка содержит две хлоропластыды, или пластинки, окрашенные растительным пигментом "диатомин". Помимо обычного поперечного деления в обычном инцистированном состоянии в эктоплазме хозяина, на свободе они могут переходить в так называемое "*Palmella*-состояние", когда клеточные стенки желатинизируются; в этом состоянии они свободно размножаются и образуют желе, в котором отдельные клетки видны как округлые тельца. Они содержат крахмал в двух формах — крупные полые гранулы, не обладающие двойным преломлением, и мелкие твердые гранулы, которые поляризуют свет. Мы можем рассматривать их как Chrysomonadaceae (стр. 113). Подобные организмы встречаются у многих антозоа (см. стр. 261, 339, 373 f., 396). Диатомовые (желтые водоросли с окремненными клеточными стенками) иногда обитают в желе некоторых коллосфер. Обе эти формы живут в состоянии, известном как "симбиоз" со своим хозяином; т.е. Они находятся во взаимовыгодной ассоциации, радиолярия поглощает соли из воды для питания обеих, а Водоросль или жгутиконосец поглощает CO₂ за счет дыхания хозяина и накапливает органический материал, избыток которого, несомненно, используется, по крайней мере частично, для питания хозяина. Подобный союз между грибом и окрашенным растительным ("голофитным") организмом известен как лишайник.

Сосальная инфузория *Amoeboophrya* паразитирует в эктоплазме некоторых акантарий и в особом роде *Sticholonche*, который, по-видимому, является промежуточным между этой группой и Heliozoa.

Семейство силикофлагеллятных Dictyochidae обнаруживаются временно, внедренными в эктоплазму некоторых видов Phaeocystina, и имеют скелет аналогичной природы. Их истинную природу показал Боргерт.

Ракообразное-амфипод *Гиперия*^[93] может проникать в желе колониальных форм и питаться там по желанию хозяина.^[94]

Геккель в своей монографии о радиоляриях *Челленджера* перечислил 739 родов, включающих 4318 видов; а Дрейер добавил 6 новых родов, включающих 39 видов, помимо 7, принадлежащих к известным родам. Возможно, как мы увидим, многие виды находятся всего лишь в стадии роста, поскольку невозможно изучить историю жизни этой группы; с другой стороны, совершенно очевидно, что новые формы, вероятно, будут открыты и описаны. Радиолярии обитают на всех глубинах моря, с помощью поверхностной или глубокой буксирной сети; а некоторые, по-видимому, обитают у дна, где также оседают и накапливаются долговечные формы всего ареала. Таким образом, они образуют так называемый радиолярный ил, который отличается от других более мелких отложений главным образом исчезновением в растворе всех известковых скелетов, поскольку они медленно опускались в воду, в которой первоначально плавали, одновременно с кремнистыми остатками радиолярий. Наибольшее богатство форм встречается в тропических морях, хотя в некоторых местах в холодных регионах было обнаружено большое количество особей ограниченного спектра видов.

Только радиолярии из групп с чистым кремнистым скелетом могут быть окаменелыми, даже нечистый кремнистый скелет феоцитарий легко растворяется на глубинах, на которых они обитают: обычно они были описаны Эренбергом под названием *Polycystineae*. Триполи (*Кизельгур*) третичного возраста были обнаружены во многих частях земного шара, состоящие в основном из радиолярий и представляющие собой радиолярный ил. В миоцене Барбадоса насчитывается по меньшей мере 400 видов; в группе Gruppe - по меньшей мере 130. Во вторичных и палеозойских породах такие илы переходят в радиоляриевые кварциты (некоторые из них столь же поздние, как юрские). Они встречаются также в окаменелых экскрементах (копролитах) и в кремневых или кремнистых конкрециях вплоть до самых нижних ископаемых пород, кембрия. Более старыми формами являются простые сфереллярии и населлярии. Из краткого обзора истории отряда в *монографии* Геккеля (стр. clxxxvi.-clxxxviii.) мы узнаем, что, хотя Эренберг описал большое количество скелетных форм, Хаксли в 1851 году опубликовал первое описание живого животного. С тех пор наши знания расширились благодаря трудам Геккеля, Съенковски, Р. Хертвига, Карла Брандта и А. Боргерта.

5. ПРОТЕОМИКСА

Саркодины без прозрачной эктоплазмы, активными формами которых являются амебодные или жгутиковые, или переходящие из последней формы в первую; размножаются главным образом, если не исключительно, путем образования расплода в кисте. Полное спаривание клеток (сингамия) неизвестно, хотя цитоплазма может объединяться в плазмодии; псевдоподии амебодных форм обычно лучистые или нитевидные, но без осевых нитей. Сапрофитный или паразитирующий на живых животных или растениях.

Эта группа представляет собой своего рода склад для форм, которые трудно отнести к Rhizopoda или Flagellata и которые производят простые цисты для размножения, а не

плодоношения, как мицетозои. Киста может образовываться для защиты при засухе ("гипноциста") или как предварительное средство перед спорообразованием ("спороциста"). Последняя может иметь простую стенку (простая спороциста) или же две или три сформированные последовательно ("покоящаяся киста"), позволяющие ей противостоять длительному высыханию и т.д.: обе отличаются от гипноцисты тем, что их содержимое подвергается расплодообразованию. При инцистментации любые неперевариваемые пищевые материалы выдавливаются в кисту, а в "покоящихся кистах", которые обычно состоят по крайней мере из двух слоев, эта фекальная масса находится в пространстве между ними. Выводковые клетки выходят либо в виде жгутиковых клеток, напоминающих более простые протомастигины, называемых "жгутиковыми", и которые часто становятся амeboидными (рис. 29); либо уже снабженными псевдоподиями и называемыми "амебами", хотя обычно они напоминают *Actinophrys*, а не *амебу*. У *вампиреллы* и некоторых других *амебы* сливаются и таким образом достигают большего размера, что, скорее всего, выгодно для целей питания. Но обычно это существо инцистируется в виде безъядерной клетки. Они могут питаться либо путем проглатывания псевдоподиями, всей поверхностью, содержащейся в живой клетке-хозяине, либо путем проникновения псевдоподия в клетку-хозяина (рис. 29 5). Они могут быть разделены следующим образом:—

А. МУХОИДЕА.—Жгутики 1-3; зооспоры отделяются сразу.

1. Зооспоры. Выводковые клетки выделяются в виде жгутиков, даже если позже они становятся амeboидными. *Ciliophrys* Cienk.; *Pseudospora* Cienk. (Рис. 29).

2. Азооспоры.—Клетки никогда не жгутиконосятся. *Protomyxa* Haeckel; *Plasmodiophora* Woronin; *Vampyrella* Cienk.; *Serumsporidium* L. Pfeiffer.

В. САТАЛЛАСТА.—Выводковые клетки цисты при освобождении прилипают к центру, образуя сферическую колонию, мультифлагеллятную; впоследствии отделяются и становятся амeboидными. *Магосфера* Геккель (морская).¹⁹⁵¹

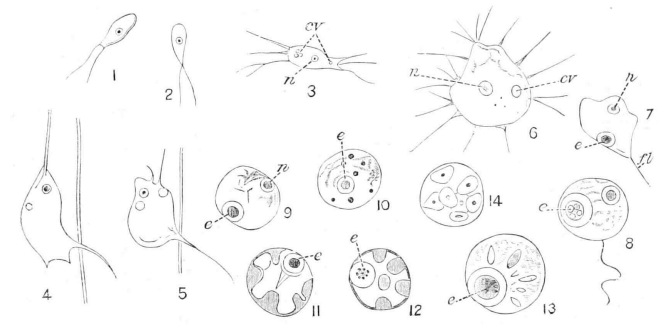


Рис. 29.—*Pseudospora lindstedtii*. 1, 2, жгутиковые зооспоры; 3, молодая *амеба* с двумя сократительными вакуолями, одна из которых восстановлена тремя мельчайшими формирующимися вакуолями; 4, 5, *амеба*, мигрирующая к гифам гриба, через стенку которых она выпустила длинный псевдоподий; 6, выросшая *амеба*; 7, 8, зрелые клетки округлены, выпячивают жгутик, перед инцистированием; 9, молодая спороциста; 10, ядро разделилось на выводок из восьми особей; 11-14, стадии образования зооспор. *cv*, сократительная вакуоль; *e*, масса фекальных гранул; *fl*, жгутик; *n*, ядро, × около 750/1.

Плазмодиофора поражает корни крестоцветных растений, вызывая заболевание, известное как "Ханбури", или "пальцы рук и ног", у репы и др. *Сывороточный споридий* обитает в полости тела мелких ракообразных. Многие из этой группы были описаны Съенковским под названием "Monadineae" (в *арх. Mikr. Anat.* i. 1865, стр. 203). С тех пор Цопф пополнил наши знания больше, чем кто-либо другой. Он опубликовал их в монографии под именем Съенковского как подчиненную группу миксомицетов "*Pilzthiere oder Schleimpilze*" в *руконусу*

Шенка. д. б.н., т. iii. часть ii. (1887). Ланкестеру (*Энцикл. Брит.*, переиздание 1891 г.) мы обязаны принятым здесь названием. Зопф успешно продолжил свое исследование в недавних статьях в своем *блоге*. *Nied. Org.* Хитридии, обычно относимые к грибам, настолько тесно связаны с этой группой, что Цопф предлагает включить сюда, по крайней мере, *Synchyttrieae*.

Эта группа очень тесно связана со спорозоид; поскольку отсутствие цитогамии и серповидных зачатков^[96], а также сложных спор и кист неоспоридий являются единственными абсолютными различиями.

6. Мицетозои (Миксомицеты, миксогастры)

Sarcodina передвигается и питается псевдоподиями, без скелета, более или менее полностью агрегирующимися в сложные "плодоношения" перед образованием одноядерных покоящихся спор; они могут в первом случае высвободить жгутиковые зооспоры, которые впоследствии становятся амебоидными, или могут быть амебоидными с самого начала; зооспоры, способные образовывать гипноцисты, из которых содержимое выходит в исходной форме.

1. Агрегация происходит без пластогамии, зооспоры амебовидные, с четкой эктосаркой

ACRASIEAE.

Copromyxa Zopf; *Dictyostelium* Брефельд.

2. Агрегация остается слабой, с чисто нитевидными соединениями, за исключением случаев, когда должно произойти инцистирование; цитоплазма повсюду мелкозернистая; полное слияние цитоплазмы сомнительно.

FILOPLASMODIEAE

Labyrinthula Cienk.; *Chlamydomyxa* Archer; *Leydenia* (?) Schaud.

3. Формирование плазмодия завершено, что приводит к образованию сложного плодоношения, часто пронизанного эластичными гигроскопичными нитями, которые при сжатии рассеивают споры; зооспоры обычно сначала жгутиконосятся у

МИКСОМИЦЕТОВ.

Фулиго Холл.; *Хондриодермия* Ростаф.; *Дидимий* Шрад. (Рис. 30).

I. **Acrasieae** - небольшая группа сапрофитов, часто в самом буквальном смысле, хотя в некоторых случаях было доказано, что настоящей пищей являются бактерии гниения. У них, поскольку при плодоношении не происходит клеточного деления, несомненно, что размножение вида должно происходить за счет деления амебоидных зооспор, которые часто имеют вид *Amoeba limax* (рис. 1, стр. 5).

II. **Filoplasmodieae.**—*Chlamydomyxa*^[97] - нередкий обитатель клеток болотных мхов и болотных лужиц, и его питание может быть голофитным, поскольку он содержит хромoplastы; но он также может питаться амебообразно. *Лабиринтула* морская, и при ее плодоношении каждая из составляющих клеток образует четыре споры. *Лейденция* была обнаружена в жидкости при асцитной водянке, связанной со злокачественной опухолью.

III. **Миксомицеты.** Плодоношение в этой группе образуется не путем простой агрегации зооспор, но они сливаются своей цитоплазмой с образованием многоядерного тела, "плазмодия", которое после перемещения и роста (с делением ядра) в течение некоторого

времени подобно большому многоядерному ретикулярию, переходит в состояние покоя и развивает плодоношение путем образования сложной внешней стенки; внутри нее содержимое после размножения ядер распадается на одноклеточные споры, каждая со своей собственной стенкой цисты. Плодоношения этой группы часто бросаются в глаза и напоминают плодоношения гастеромицетных грибов (например, слоевища), откуда их сначала называли *миксогастрами*. Де Бари впервые обнаружил их истинную природу в 1859 году, и с тех пор на них претендуют как ботаники, так и зоологи.

Споры при прорастании высвобождают свое содержимое в виде крошечных жгутиконосцев с единственной передней ресничкой и сократительной вакуолью (рис. 30, В). Вскоре он теряет ресничку, становится амебообразным, питается бактериями и т.д. (Рис. 30, D, E). В этом состоянии он может переходить в гипноцисты, из которых, как и из спор, выходит в виде жгутиков. Через некоторое время амебиды, которые могут размножаться путем деления, сливаются при встрече, образуя плазмодий (рис. 30, F). Она содержит многочисленные ядра, которые размножаются по мере роста, и многочисленные сократительные вакуоли. Когда он достигает полного размера, его гидратация становится отрицательной, он переползает в сухое место и переходит к плодоношению. Внешняя стенка, а иногда и базальная опора плода, дифференцируются от внешнего слоя протоплазмы; в то время как ядра внутри, после окончательного разделения на две части, концентрируются каждое вокруг независимой порции плазмы, которая снова в виде споры окружена стенкой кисты. Часто созревающий плазмодий в стенке плода пересекается сетью анастомозирующих трубочек, заполненных жидкостью, стенки которых дифференцируются в мембрану, подобную стенке плода, и являются непрерывными с ней. По мере созревания плода жидкость высыхает, и трубочки теперь образуют сеть полых нитей, "капиллитий", часто с внешними спиральными гребнями (рис. 30, А, Б). Они очень гигроскопичны и по своему расширению и сжатию определяют разрушение плодовой стенки и рассеивание спор.

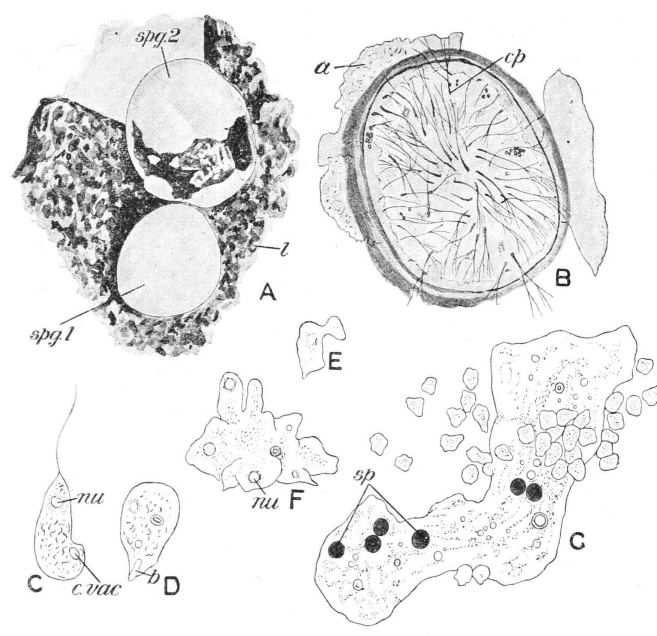


Рис. 30.—*Didymium difforme*. А, два спорангия (*spg* 1 и 2) на фрагменте листа (*l*); В, участок спорангия с разорванным наружным слоем (*a*) и нитями капиллита (*cp*); С, жгутик с сократительной вакуолью (*c.vac*) и ядром (*nu*); D, то же самое после потери жгутика; *b*, проглоченная бацилла; Е, амеба; F, конъюгация амеб с образованием небольшого плазмодия; G, более крупный плазмодий, сопровождаемый многочисленными амебами; *sp*, проглоченные споры. (В честь Листера.)

Опять же, в некоторых случаях сами плазмодии агрегируются таким же образом, как амебоиды у *Acrasieae*, и объединяются, образуя сложный плод, называемый "эталей",^[98] с более или менее четко обозначенными участками отдельных плазмодий. Вид, ранее называвшийся *Aethalium septicum*, теперь известен как *Fuligo varians*. Это крупный и заметный вид, распространенный на тале, и является вредителем в танпитах. Его эталей может достигать в диаметре фута и более и в толщину двух дюймов. *Хондриодерма диффузная*, часто используемая в качестве удобного "лабораторного вида", часто встречается на гниющих стеблях фасоли поздней осенью. Интерес этой группы исключительно биологический, за исключением "цветов загара".^[99]

ГЛАВА IV

ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): СПОРОЗОИДЫ^[100]

II. Спорозоиды.

Простейшие, паразитирующие на многоклеточных, обычно внутриклеточные, по крайней мере, часть своего цикла, редко обладающие псевдоподиями или жгутиками (за исключением сперматозоидов), никогда ресничками; размножение путем формирования выводка, часто чередующихся типов; сингамия, приводящая к образованию покоящихся спор, в которых образуются крошечные серповидные зародыши, или неизвестные (Myxosporidiaceae).

Эта группа, о которой семь лет назад не было известно ни одного вида в ее полном цикле, недавно стала предметом сосредоточенного и успешного изучения благодаря тому факту, что было признано, что в ней содержатся организмы, вызывающие такие бедствия для животных, как малярийные лихорадки и различные разрушительные мурашки. Нашими первыми точными, хотя и частичными знаниями мы обязаны фон Зибольду, Келлиkerу и ван Бенедену. Тридцать лет назад Рэй Ланкестер из Англии начал изучение видов, обитающих в крови, которым суждено сыграть важную роль в благополучии человека и животных, находящихся на его службе; и с тех пор наши знания расширились благодаря трудам Мэнсона, Росса и Минчина у себя дома, Лаверана, Бланшара, Телохана, Леже, Куэно, Меснила, Эме Шнайдер во Франции, Грасси в Италии, Шаудинна, Седлецки, Л. и Р. Пфайффер, Дофлейна в Центральной Европе и многих других ученых. другие.

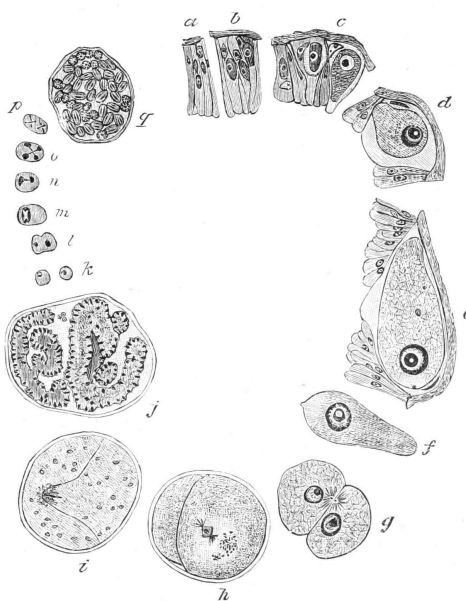


Рис. 31.—*Lankesteria ascidia*, показывающий жизненный цикл. *a, b, c* - спорозоиты в клетках пищеварительного эпителия хозяина; *d, e* - стадии роста; *f* - свободные особи; *g* - ассоциация; *h* - инцистмент; *i, j* - выводковые деления у ассоциированных партнеров; *k* - спаривающиеся клетки; *l* - сингамия; *m* - зигота; *n, o, p* - ядерные деления у спор; *q* - киста со взрослой особью. споры, каждая из которых содержит 8 серповидных зародышей. (В честь Луэ, изменено с Седлецкого.)

В качестве типа мы возьмем простую форму высшей группы, Gregarinidaceae, *Monocystis*, которая обитает в семенных пузырьках дождевого червя. В своем самом молодом состоянии, "спорозоите", это голая серповидная клетка, которая, вероятно, проникает из кишечника в одну из крупных радиальных клеток семенной воронки, где достигает своего полного размера, а затем выходит в везикулы или резервуары спермы, чтобы находиться среди морул сперматозоидов и молодых сперматозоидов. Вся внутренняя часть образована непрозрачной эндосаркой, которая содержит большое центральное ядро и полна преломляющих гранул парамилума или парагликогена,^[101] углевода, родственного гликогену или животному крахмалу, столь распространенного в печени и мышцах многоклеточных; кроме того, он содержит протеидные гранулы, окрашивающие кармин, и масляные капли. Эктосарка состоит из трех слоев: (1) внешний слой или "кутикула"^[102] во многих случаях, если не здесь, ребристая, с мельчайшими порами в бороздках, и всегда достаточно пористая, чтобы обеспечить диффузию растворенных питательных веществ; (2) прозрачный плазматический слой, "саркоцит"; (3) "миоцит", образованный "мионемами", мышечными фибриллами, расположенными в виде сети с поперечными ячейками, которые влияют на извивающиеся движения клетки. Эндосарка содержит гранулы и большое центральное ядро. Взрослый становится свободным в семенных пузырьках; здесь два сближаются и окружают себя общей кистой: процесс, получивший название "ассоциации" (рис. 31, *g-i*). Внутри него, однако, протоплазма остается абсолютно отчетливой. Ядро претерпевает специфические изменения, в результате которых его объем значительно уменьшается. Когда этот процесс "сокращения ядра" завершен, каждая из пар подвергается выводковым делениям (*j*), чтобы дать начало большому количеству округлых голых одноядерных клеток - истинных парных клеток. Они соединяются по два и, таким образом, образуют одноядерные споры (*k-m*), которые приобретают овсянистую форму, образуют плотную стенку кисты и были названы "псевдонавицеллами" из-за их сходства с диатомовыми *Navicella*. Часть цитоплазмы исходных клеток остается неиспользованной в виде "эпиплазмы" и в конечном счете дегенерирует, как и определенное количество выводковых клеток, которым, предположительно, не удалось спариться. Считается, что

выводковые клетки от одного и того же родителя не объединяются вместе. Содержимое каждой споры снова подвергается расплодному делению с образованием восьми серповидных зооспор, или "спорозоитов" ($n-q$), и, таким образом, цикл развития завершен. Вероятно, споры, проглоченные птицами, разлагаются с их экскрементами, а при поедании дождевым червем вскрываются в его кишечнике; освобожденные серповидные микробы теперь могут мигрировать через ткани к семенным воронкам, в клетках которых они растут, в конечном итоге высвобождаясь в семенных пузырьках.^[103]

Теперь мы можем перейти к классификации группы.

A. ТЕЛОСПОРИДИИ. —Клетки с 1 зародышем до начала образования расплода, которое происходит одновременно.

1. ГРЕГАРИНОВЫЕ (GREGARINIDACEAE). Клетки, рано покрытые прочной пленкой и обладающие сложной эктосаркой; сначала внутриклеточные, вскоре становятся свободными в кишечнике или целоме беспозвоночных. Спаривание между взрослыми особями, которые одновременно производят каждая свой выводок гамет, изогамных или обоеполюх, которые спариваются внутри общей кисты; зиготоспоры, окруженные твердой кистой и продуцирующие внутри выводка серповидные зооспоры.

(i.) SCHIZOGREGARINIDAE. -Размножаются простым делением в свободном состоянии, а также путем образования выводка; выводковые клетки конъюгируют в общей кисте, но продуцируют только одно парное ядро у каждого партнера (остальные прерывание), и, следовательно, только одна спора.

Ophryocystis A. Schn.

(ii.) АСЕРНАЛИНОВЫЕ (ACERHALINIDAE). —Клетка однокамерная, обычно без эпимерита для прикрепления.

Monocystis F. Stein; *Lankesteria* Mingazzini.

(iii.) ДИЦИСТИДОВЫЕ (DICYSTIDAE). — Клетка, разделенная плазматической перегородкой; обычно присутствует эпимерит.

Грегарины Дюфур; *Stylorhynchus* A. Schn.; *Птероцефал* A. Schn.

2. СОЦИДИИ (СОЦИДИИ). —Клетки простого строения, внутриклеточные у многоклеточных. Спаривание между изолированными клетками, обычно дифференцируемыми половым путем в виде яйцеклетки и сперматозоида, последние часто жгутиконосные. Выводок - образование взрослой клетки, дающей начало серповидным зооспорам (мерозоидам), или прогамическим, и продуцирующим гаметы. Оосперм подвижный или неподвижный, в конце концов образующий выводок спор, которые снова дают начало выводку серповидных спор.

(i.) COCCIDIIDAE. Клетка постоянно внутриклеточная или, очень редко, целомическая, покрывающаяся или не покрывающаяся перед делением; зооспоры всегда серповидной формы; оосперм покрывается сразу, образуя споры с плотной клеточной стенкой, образующие серповидные зародыши.

(ii.) HAEMOSPORIDAE. —Клетки, паразитирующие в кровяных тельцах или свободные в крови хладнокровных животных, инцистирующие до образования выводка; зооспоры серповидной формы; яйцеклетки вначале подвижны.

Ланкестерелла Лаббе; (*Drepanidium* Lank.) *Кариоликус* Лаббе; *Гемогрегарина* Данилевского.

(iii.) АЦИСТОСПОРИДЫ. Клетки, паразитирующие в крови и гематоцитах теплокровных позвоночных; никогда не образующие стенки кисты перед делением; зооспоры, образующиеся в тельцах, амебодные. Гаметоциты образуют гаметы только при попадании в желудок насекомых. Сначала оосперм активен, переходит в целомудрие, продуцируя обнаженные споры, которые снова производят большой выводок серповидных зооспор, которые мигрируют в слюнную железу и вводятся со слюной теплокровному хозяину.

Наематоеба Грасси и Фелетти; *Лаверания* Грасси и Фелетти; *Гемонпromeys* Крузе; *Halteridium* Labbé.[\[104\]](#)

В. НЕОСПОРИДИИ. — Клетки, превращающиеся в многоядерные апоциты до того, как произойдет образование расплода. Формирование выводка происходит постепенно через апоцит, а не одновременно.

1. MYXOSPORIDIACEAE. —Голые паразиты у хладнокровных животных. Спорообразование происходит за счет агрегации цитоплазмы вокруг единственного ядра с образованием археспоры, которая затем образует комплекс клеток, внутри которого две дочерние клетки образуют споры и вспомогательные нематоциты.

Миксидиум Бютч.; *Миксоболус* Бютч.; *Хеннегуя* Телохан; *Носема* Нагели (= *Glugea* Th.).

2. ACTINOMYXIDIACEAE.[\[105\]](#) —Апоцит распался на споранж, содержащий восемь вторичных споранжей (так называемых спор) тройчатой симметрии и снабженный тремя полярными нематоцитами.

3. SARCOSPORIDIACEAE. —Паразиты, заключенные в мышцах позвоночных, с двойной оболочкой; споры простые.

Саркоцистоз Ланкестер.

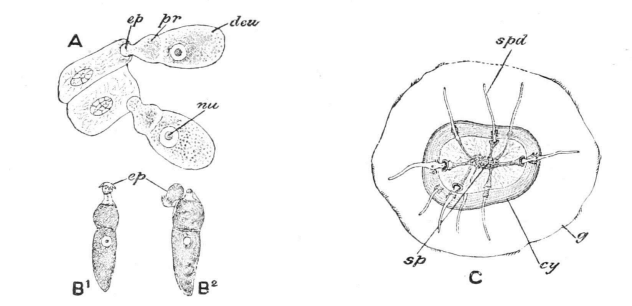


FIG. 32.—*Gregarina blattarum* Sieb. A, два головных мозга, внедренных своим эпимеритом (ep) в клетки эпителия кишечника; deu, дейтомерит; nu, ядро; pr, протомерит; B¹, B², два свободных экземпляра родственного рода; эпимерит отпадает в B², который находится на пути к превращению в споронт; C, киста (cy) Асо споропроводами (spd), высвобождающий споры (sp), окруженные внешней студенистой оболочкой (g). (От Паркера и Хасвелла.)

Monocystis предлагает нам простейший тип **Gregarinidaceae**. У большинства грегариновых (рис. 31, 32) спорозоит проникает в эпителиальную клетку кишечника членистоногих, червей или моллюсков и по мере увеличения выступает большей частью своей массы в просвет и может высвободиться там или проходить в целом. Прикрепленная часть часто увеличивается в своего рода захват, вооруженный шипами, "эпимерит"; он содержит только саркоцит, остальные слои отсутствуют. Свободно выступающее тельце обычно делится вращением миоцита на передний сегмент ("протомерит") и задний сегмент ("дейтомерит"), причем ядро обычно находится в последнем. В этом состоянии клетка называется "цефалонтом". Конъюгация встречается часто, но, по-видимому, не всегда связана с сингамией или спорообразованием; иногда от двух до пяти могут быть объединены в цепочку или "сизигию". Число случаев, в которых наблюдался сингамический процесс между двумя клетками, постоянно увеличивается. У *Stylorhynchus* (рис. 33) конъюгация сначала напоминает конъюгацию *Monocystis*, но настоящие спаривающиеся клетки дифференцируются обоеполым путем в сперматозоиды у одного родителя и яйцеклетки у другого; примечательно, что здесь грушевидные сперматозоиды, по-видимому, крупнее, чем яйцеклетки. У *птероцефалов* главное отличие состоит в том, что сперматозоиды мельчайшие.^[106] Во всех случаях спорообразования эпимерит утрачивается, а перегородка исчезает; в этом состоянии клетка называется спорон. Иногда эпиплазма спорон образует трубки ("спородукты"), которые проходят через стенку цисты и дают выход спорам, как у *Gregarina* (рис. 32, B), паразита жука *Blaps*.

Грегарины поражают большинство групп беспозвоночных, за исключением губок и, возможно, кишечнорастворимых, единственным приведенным исключением является *Epizoanthus glacialis*, зоантарий (стр. 406). Они кажутся относительно безвредными и, как известно, не вызывают эпидемий.

The **Кокцидиевые** никогда не достигают такой высокой степени клеточной дифференцировки, как грегарины, что может быть связано с их средой обитания; поскольку в состоянии роста они являются внутриклеточными паразитами. История их жизни показывает двойной цикл, который был наиболее тщательно проработан у **Coccidiidae** Шаудинном и Седлецки у паразитов наших обычных многоножек. Мы берем образец *Coccidium schubergi* (у *Lithobius forficatus*^[107]), начиная со спорозонта, который высвобождается из спор, поступающих с пищей, в кишечнике многоножки. Эта активная серповидная клетка (рис. 34, I) проникает в эпителиальную клетку средней части кишки и растет в ней до тех пор, пока не достигнет своего полного размера (a), когда ее называют "шизонтом"; поскольку она сегментируется (Gk. σχιζω, "Я расщепляюсь") поверхностно на

большое количество серповидных зооспор, "мерозоитов" (с), напоминающих спорозоиты. Сегментация поверхностная, так что может остаться большая масса остаточной эпиплазмы. Мерозоиты высвобождаются в результате разрушения эпителия-клетки, в которой они образовались, и которая становится дезорганизованной, подобно остаточной эпиплазме. Каждый мерозоит может повторять поведение спорозонта, так что болезнь свободно распространяется и обостряется после нескольких повторных заражений. Через некоторое время взрослые паразиты, вместо того чтобы становиться шизонтами и просто формировать мерозоиты путем деления, дифференцируются в клетки, которые подвергаются бинарной половой дифференцировке. Некоторые клетки, "яйцеклетки" (d, e), попадают в кишечник, а ядро претерпевает изменения, в результате которых часть его вещества (или абортивного дочернего ядра) выводится наружу (f), такая клетка теперь является "оогаметой" или оосферой. Другими, опять же, являются сперматогонии (h): каждый из них, вырастая полностью и попадая в кишечник, начинает деление (i, j), как у шизонтов. Продуктами этого деления или сегментарных клеток являются жгутиковые сперматозоиды (s): они более многочисленны и мельчайшие, чем мерозоиты, вырабатываемые шизонтами, и привлекаются в оосферу хемиотаксией (стр. 23), и человек входит в нее и сливается с ней (g). Образовавшийся таким образом оосперм, зигота или оплодотворенная яйцеклетка покрывается плотной стенкой цисты в виде "ооспоры" (k), ее содержимое образует одну или более (2, 4, 8 и т.д.) Спор; и каждая спора снова образует одну, две или четыре серповидные зооспоры ("спорозоиты"), предназначенные для высвобождения для нового цикла паразитарной жизни, когда споры проглатывает другой хозяин.

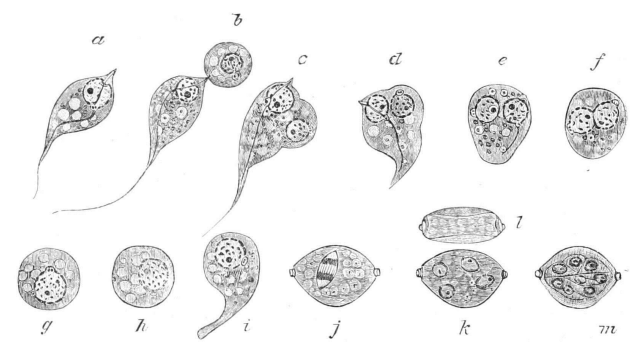


Рис. 33.— Обоеполое спаривание *Stylorhynchus*. a, сперматозоид; b-e, слияние цитоплазмы сперматозоида и яйцеклетки; f, g, слияние ядер; h-j, развитие стенки до зиготы; k, l, образование четырех споробластов; l, вид споры сбоку; m, зрелые спорозоиты в спорах. (After Léger.)

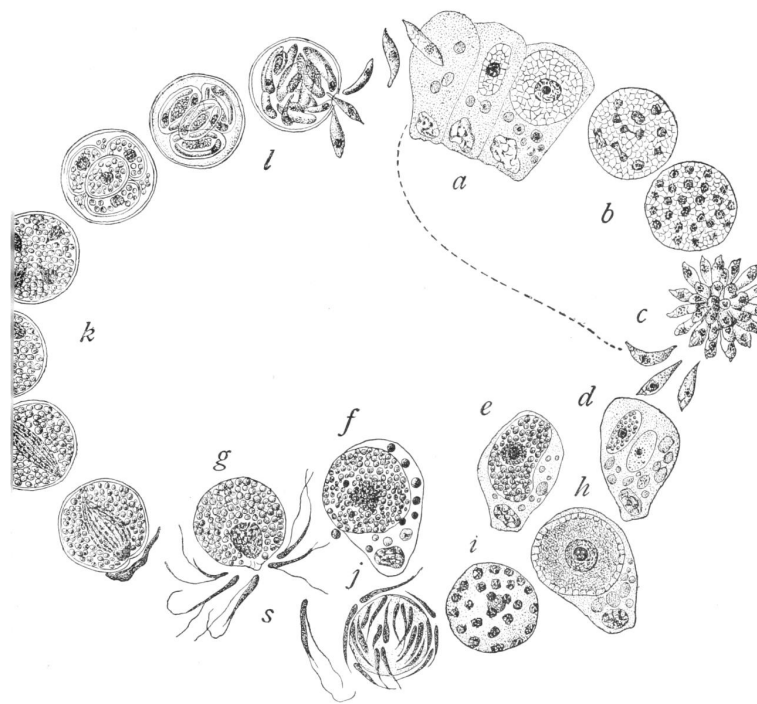


Рис. 34.—История жизни *Coccidium schubergi*. *a*, проникновение спорозонта в эпителиальную клетку хозяина; *b-d*, стадии множественного клеткообразования в обнаженном состоянии (шизогония); *e, f*, образование оогаметы; *g*, конъюгация; *h-j*, образование сперматозоидов (*s*); *k*, развитие зиготы (оплодотворенной яйцеклетки) с образованием четырех спор; *l*, образование двух зооспор (или серповидных зародышей) в каждой споре. (Из "Простейших" Калкина, в честь Шаудинна.)

В некоторых случаях оогаметы сначала продолговатые, как у обычных мерозоитов, и закругляются в кишечнике. Микрогаметоцит, или сперматогон, имеет тот же характер, но меньшего размера; он прикрепляется подобно колпачку к одному полюсу оогаметы, который закруглен; затем он делится на четыре сперматозоида, цитоплазма которых не разделена резко; затем один из них отделяется от общей массы, входит в оогамету, и таким образом происходит конъюгация, в результате которой образуется оосперм. Этот последний способ конъюгации характерен для *Adelea ovata* и *Coccidium lacazei*: первый, вероятно, более примитивный и распространенный. Сперматозоиды Coccidiidae, когда они свободны, обычно имеют два длинных жгутика, либо оба спереди, либо очень длинный спереди и короткий сзади, оба повернуты назад.

Род *Coccidium* поражает многих животных, и в частности один вид, *C. cuniculi* Rivolta, поражает печень молодых кроликов,^[108] вызывая заболевание "кокцидиоз". Кокцидии могут также вызывать разновидность дизентерии у крупного рогатого скота на альпийских пастбищах Швейцарии; случаи кокцидиоза человека ни в коем случае не неизвестны. Тельца, похожие на кокцидии, были обнаружены при заболевании человека "контагиозным моллюском" и азиатской "восточной язвой"; подобные тельца также были зарегистрированы при оспе и осповакцине, злокачественных опухолях и даже сифилисе, но их природа точно неизвестна; некоторые из них сейчас относят к жгутиковым (см. стр. 121).

Тесно связанными с Coccidiidae являются **Haemosporidae**, обитающие в крови различных холонокровных позвоночных,^[109] и проникающие в тельца в виде спорозонтов или мерозоитов для достижения полного размера, когда они делятся путем шизогонии; они освобождаются, как и представители следующего семейства, при распаде тельца. Мерозоиты были описаны Гауле (Gaule, 1879) как "червеобразные" ("Würmchen") и

рассматривались им как своеобразные продукты выделения крови; хотя Ланкестер описал тот же вид в крови лягушки еще в 1871 году, полностью признавая его истинный характер. Его название, *Drepanidium*, пришлось уступить, поскольку было присвоено другому животному, и было удачно заменено на *Lankesterella*. Было обнаружено, что половой процесс *Karyolysus* происходит у клеща, а у *Haemogregarina* - у пиявки, что представляет собой близкую аналогию со следующей группой, которая отличается только своей менее определенной формой в активном состоянии и отсутствием клеточной стенки во время формирования выводка.

Лаверан был первым, кто описал представителя отряда **Acystosporidae** в 1880 году как организм, который всегда можно обнаружить в крови пациентов, страдающих малярийной лихорадкой; он получил довольно неподходящее название *Plasmodium*, которое, благодаря педантичному соблюдению законов приоритета, было использовано систематиками в качестве общего названия. Гольджи продемонстрировал совпадение стадий перемежающейся лихорадки с стадиями жизненного цикла паразита у пациента, созревание шизонта и высвобождение спорозоитов совпадали с приступами лихорадки. Мэнсон, который уже показал, что кровяные нематоды, вызывающие филяриозную гематурию (см. Том II. стр. 149), ведут чередующуюся жизнь у мошек или комаров обычного рода *Culex*,^[110] в 1896 году Рональд Росс предположил, что то же самое может относиться и к этому паразиту, и таким образом вдохновил на наиболее успешную работу. В пользу этой гипотезы свидетельствовали старые предрассудки, поскольку во многих частях света бытовало убеждение, что сон под противомоскитной сеткой, по крайней мере, помогает принять другие меры предосторожности против малярии. Росс обнаружил в начале своих исследований, что *Culex* был хорошим хозяином для родственного рода *Haemoproteus* или *Proteosoma*, паразитирующих у птиц, но не мог ни привить человеку лихорадку, ни быть привитым от человека. Однако он обнаружил, что малярийные микробы человека претерпели дальнейшие изменения в желудке "пятнистокрылого комара", который, как мы впоследствии узнали, является представителем рода *Anopheles*. С тех пор исследование быстро продвигалось вперед, и ряд исследователей, включая Грасси, Коха, МакКаллума (который открыл истинный метод сексуального соединения у *Halteridium*^[111]) и самого Росса, завершили свое открытие, представив полную картину жизненных циклов малярийных микробов. К сожалению, имело место крайне неудачное соперничество за приоритет доли в каждом фрагменте открытия, история которого, как мы полагаем, изложена Наттолом совершенно справедливо.^[112]

Мерозоит всегда амeboидный и в этом состоянии попадает в кровяные тельца; здесь он достигает своего полного размера в виде шизонта, наполняясь гранулами "меланина" или черного пигмента, вероятно, продукта разложения красящего вещества (гемоглобина).

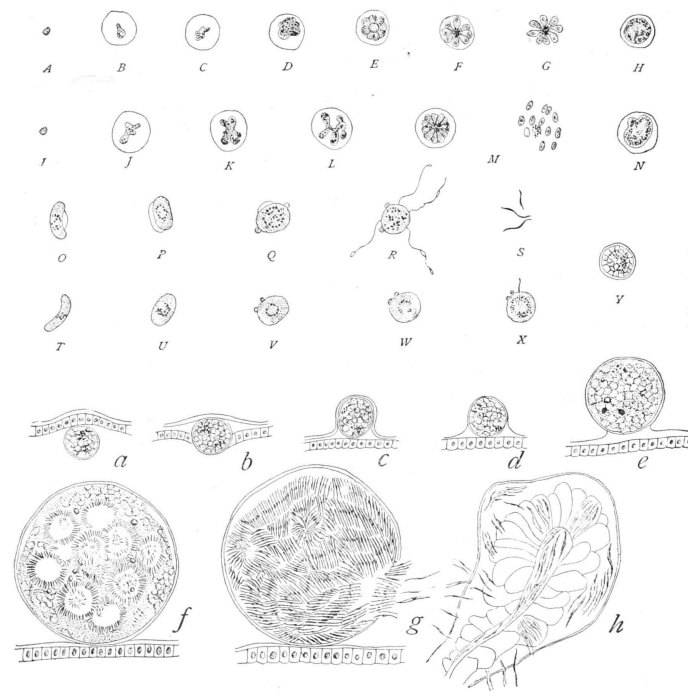


Рис. 35.-История жизни малярийных паразитов. A-G, амеба кварта, паразитирующая на споруляции; H, ее гаметоцит; I-M, амеба тертиана, паразитирующая на споруляции; N, ее гаметоцит; O, T, "полумесяцы" или гаметоциты *Лаверании*; P-S, образование сперматозоидов; U-W, созревание яйцеклетки; X, оплодотворение; Y, зигота. a, зигота, увеличивающаяся в кишечнике комара; b-e, переходящая в целом; f, содержимое разделено на обнаженные споры; g, споры образуют серповидные зародыши или спорозоиты; h, спорозоиты, попадающие в слюнные железы. (Из книги Калкинса "Простейшие", в честь Росса и Филдинга Ульдов.)

Ядро шизонта теперь многократно делится, а затем шизонт разделяется на плоский выводок микробов (мерозоитов), которых относительно немного у паразита квартановой лихорадки (*Haematoeba malariae*, рис. 35, E-G), много у паразита терциана (*H. vivax*, рис. 35, M). Эти выводковые клетки ускользают и ведут себя по большей части так же, как и раньше. Но после того, как болезнь сохраняется в течение некоторого времени, мы обнаруживаем, что у рода *Haematoeba*, который вызывает обычные малярийные лихорадки в регионах с умеренным климатом, некоторые из выросших микробов вместо того, чтобы вести себя как шизонты, переходят, так сказать, в состояние покоя в виде круглых клеток; в то время как у родственного рода *Laverania* (*Haemomenas*, Ross) эти покоящиеся клетки имеют форму полумесяца с тупыми рогами и обычно называются полумесяцами (рис. 35, O, T), характерными для желчная или пагубная перекачивающая лихорадка в тропиках и более теплых регионах с умеренным климатом летом. Эти круглые или серповидные клетки являются гаметоцитами, которые дальше развиваются только во взятой крови, будь то под микроскопом, защищенным от испарения, или в желудке *анофелеса*: полумесяцы становятся круглыми, а затем они, подобно уже круглым клеткам *гемамебы*, дифференцируются точно так же, как соответствующие клетки *Coccidium schubergi*. Женская клетка демонстрирует только определенные изменения в своем ядре, превращающие ее в яйцеклетку: мужская выделяет небольшое количество сперматозоидов, длинных, похожих на жгутики телец, каждое с ядром; и они, извиваясь, отделяются от центрального ядра, уже без ядра. Мужской гаметогоний с его выступающими сперматозоидами был назван "формой *полумита*", и некоторые рассматривали его как форму дегенерации, пока МакКаллум не обнаружил, что "жгутик" регулярно подвергается половому слиянию с яйцеклеткой у *Halteridium*, что впоследствии было обнаружено у других родов. Образовавшийся таким образом оосперм (Y) сначала подвижен ("оокинет"), как у *Haemosporidae*, и проходит в эпителий желудка комара, а затем через стенку, образуя стенку кисты и, наконец, проецируясь в целом (a-e). Здесь он

разделяется на ряд сфер ("зиготомеры" Расса), соответствующих спорам кокцидий, но которые никогда не приобретают надлежащей стенки (*f*). В результате сегментации они образуют на своей поверхности огромное количество удлинённых спорозоитов ("зиготобласты" или "бласты" Расса, рис. 35, *g*), которые в конечном итоге высвобождаются при исчезновении стенки кисты оосперма, проходят через целомию в слюнную железу (*h*) и выводятся вместе со своим секретом в рану, которую комар наносит при укусе. В крови бласты появляются вслед за обычным развитием мерозоитов в кровяных тельцах, и у пациента появляются соответствующие признаки лихорадки. Это было полностью доказано путем выращивания насекомого из яйца, вскармливания его кровью пациента, в крови которого были обнаружены микробы определенного вида *гемамебы*, отправки его в Англию, где его заставили укусить сына доктора Мэнсона, у которого никогда не было лихорадки и чья кровь при повторном исследовании оказалась свободной от каких-либо микробов. В обычное время у него был четко выраженный приступ лихорадки, соответствующий этому микробу, и в его крови при исследовании была обнаружена *гемамеба* соответствующего типа. Несколько доз хинина избавили его от последствий его умеренного мученичества перед наукой. Эксперименты аналогичного характера, но менее строгого характера, ранее проводились в Италии с аналогичными результатами. Опять же, было показано, что благодаря простым мерам предосторожности против укусов *анофелеса*, и только благодаря им, все жители, которые принимали их во время малярийного сезона в наиболее нездоровых районах Италии, избежали лихорадки в течение целого сезона; в то время как те, кто не принимал мер предосторожности, подвергались серьезным нападениям.^[113]

Анофелес процветает в неглубоких лужах или небольших сосудах, таких как жестяные банки и т.д., лужах, оставленных пересохшими ручьями и стремительными течениями, а также в больших массах стоячей воды, каналах и медленно текущих ручьях. Колюшки и пескари свободно питаются личинками и снижают численность вида; там, где рыба не водится, личинок можно уничтожить, вылив на поверхность воды парафиновое масло и проведя дренаж. Комплекс защитных мер во Фритауне (Сьерра-Леоне) и других портах на западном побережье Африки, в Исмаилии и в других местах, увенчался замечательным успехом за то короткое время, в течение которого он был опробован; и не кажется невероятным, что, как относительно неопасные перемежающиеся лихорадки были изгнаны за последнее столетие из наших собственных болотистых районов, так и побережье Гвинеи может в течение следующего десятилетия утратить свое печальное звание "Могила белого человека".

Некоторые виды рода жгутиковых *Trypanosoma* настолько близки к этой группе по форме, повадкам и жизненному циклу, что в их менее активном состоянии они были без колебаний помещены сюда (см. стр. 119). Шаудинн видел трипаносомные признаки у "бластов" этой группы, которая, по-видимому, является самой примитивной из спорозоидов и прямым ответвлением жгутиконосцев.

В семействе **Myxosporidiaceae** (рис. 36) паразитируют на различных холоднокровных животных. Они, по крайней мере, двуклеточные в самом молодом свободном состоянии и становятся крупными многоядерными апоцитами, которые могут отпочковываться, а также размножаться спорами. Споры апоцита образуются не путем одновременного распада, а путем последовательной дифференцировки. Единственное ядро собирает вокруг себя ограниченную часть цитоплазмы, и это снова образует мембрану, превращаясь в археспору или "панспоробласт", предназначенный для образования двух спор; внутри него происходит ядерное деление с образованием примерно восьми ядер, два из которых выталкиваются как

абортивные, а из остальных шести три расходятся при образовании каждой из двух спор. Из этих трех ядер в каждой споре два образуют нематоцисты, подобные ядрам кишечнополостных (стр. [246](#) f.), за счет окружающей плазмы; в то время как третье ядро делится, образуя два последних ядра репродуктивного тела. Вся совокупность репродуктивного органа и двух нематоцист окутана двустворчатой раковиной. При том, что мы могли бы назвать прорастанием, нематоцисты выбрасывают нить, которая служит для прикрепления, клапаны оболочки открываются, и двуядерная масса выползает наружу и растет заново. *Nosema bombycis* Nägeli (споры которого содержат единственную нематоцисту) - это организм "грибка" тутового шелкопряда, который, по оценкам, нанес общий ущерб Франции примерно в 40 000 000 фунтов стерлингов, прежде чем Пастер исследовал болезнь и прописал эффективное лечение или, скорее, меры предосторожности против ее распространения. Это заключалось в том, что каждую самку размельчали в воде после того, как она отложила яйца, и искали бактерии пембины. Если оказывалось, что мать инфицирована, ее яйцеклетки уничтожались, поскольку отложенные ею яйца наверняка также были заражены. Бальбиани завершил изучение организма с морфологической точки зрения. Некоторые миксоспоридии вызывают разрушительные эпидемии у рыб.

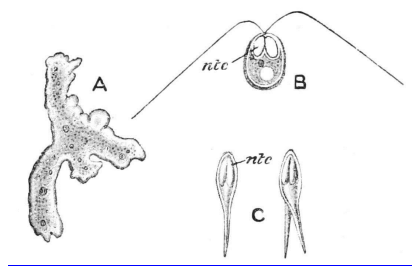


Рис. 36.—А, *Миксидиум либеркюни*, амeboидная фаза; Б, *thuxobolus mülleri*, споры с выделяющимися нематоцистами (*ntc*); С, споры (псоросеменные растения) микоспоридии. НПЦ, нематоцисты. (От Паркера и Хасвелла.)

The **Долихоспоридии** или **Sarcosporidiaceae** во взрослом состоянии представляют собой удлиненные мешочки, часто встречающиеся в веществе произвольных мышц и известные как "Трубки Рейни" или "Трубки Мишера"; сначала они одноядерные, затем многоядерные, а затем последовательно распадаются на одноядерные клетки- споры, в каждой из которых при делении образуются серповидные зооспоры.^[114]

ГЛАВА V

ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ЖГУТИКОВЫЕ

III. Flagellata.

Простейшие, передвигающиеся (и питающиеся голозойными формами) с помощью длинных жгутиков: псевдоподии при развитии обычно временные: ядро одиночное или, если их несколько, не двуформное: размножение происходит в активном состоянии и обычно путем продольного деления, иногда чередующегося с образованием выводка в цисте или, реже, в активном состоянии: форма обычно определенная: часто присутствует твердая пленочка или отчетливая клеточная стенка.

Определенные таким образом жгутиконосцы соответствуют группе мастигофор Бютчли. Низшие и простейшие формы, часто условно называемые "Монадами", отличаются от Sarcodina (особенно Proteomyxa) и Sporozoa только по вышеуказанным признакам: их искусственная природа очевидна, если вспомнить, что многие из Sarcodina имеют жгутиковидную стадию и что сперматозоиды обоеполюх спорозоидов жгутиковидные (как, впрочем, и сперматозоиды всех многоклеточных, за исключением нематод и большинства ракообразных). Даже будучи ограниченной таким образом, группа имеет огромную протяженность и переходит в хитридии и фикомицеты зооспоровые, с одной стороны, и своими голофитными колониальными представителями в Водоросли, с другой.^[115]

Классификация.

- А. Деление обычно продольное (поперечное только в кисте) или, если оно множественное, радиальное и полное: пленочка отсутствует, тонкая или панцирная, с не более чем двумя клапанами.

Multicilia Cienk.; *Mastigamoeba* F. E. Sch. (Рис. 37, 4).

II. Пища, принимаемая в определенной точке или точках, или путем всасывания, или питание голофитное.

1. Отсутствует сетчатая кремнистая оболочка. Диаметр менее 500 мкм (1/50 дюймов).

В

* Простая сократительная вакуоль (одна или несколько).

„(α) Бесцветный: обычно откладывает жир: голозойский, сапрофитный или паразитический

2. ПЛАСТИДЫ
PROTOMASTIGACEAE

(β) желтые или коричневые: запасы жира или протеидов: изменчивое питание: тело голое, часто амебовидное в активном состоянии (*C. nuda*) или с тестом, иногда содержащим известковые диски ("кокколиты", "рабдолиты") особой формы (*C. loricata*)

3. CHRYSOMONADACEAE

Chromulina Cienk.; *Chrysamoeba* Klebs; *Hydrurus* Ag. *Динобруон* Эрб. (Рис. 37, 11); *Syncrypta* Ehrb. (Рис. 37, 12); *Zooxanthella* Brandt; *Pontosphaera* Lohm.; *Coccolithophora* Lohm.; *Rhabdosphaera* Haeck.

(γ) Зеленый (реже желтый или коричневый) или бесцветный: запасы крахмала: продольное расщепление

4. CRYPTOMONADACEAE

Cryptomonas Ehrb. (Рис. 37, 9); *Парамеба* Greeff.

(δ) Зеленый (редко бесцветный): деление множественное, радиальное

5. VOLVOCACEAE

** Система сократительных вакуолей сложная, с дополнительными формирующими вакуолями или резервуаром, или и тем, и другим.

(ε) Пленочка нежная или отсутствует: псевдоподии часто выделяются: выделительная пора отличается от жгутиковой ямки: запасает жир

6. ХЛОРОМОНАДОВЫЕ

Chloramoeba Lagerheim; *Тауматомастикс* Лаутерборн.

(ζ) Пленочка плотная, жесткая или затвердевшая, часто морщинистая или полосатая: сократительная вакуоль, выходящая из жгутиковой ямки. Переменная в питании

7. EUGLENACEAE

Euglena Ehrb.; *Астазия* Duj. (Рис. 37, 3); *Анизонема* Duj.; *Эвтрепция* Перти (рис. 42, стр. [124](#));
Trachelomonas Ehrb. (Рис. 37, 1); *Криптоглена* Ehrb.

2. Скелет - открытая сеть полых кремнистых спикул. Пластиды желтые. Диаметр менее

500 мкм.

8. SILICOFLAGELLATA

Dictyocha Ehrb.

3. Диаметр более 500 мкм. Рот открывается в большую сетчатую эндоплазму: жгутики 1
или 2, очень неравные.

9. ЦИСТОФЛАГЕЛЛЯТА

Ночная Сурира (рис. 48); *Лентодискус* R. Hertw.

В. Деление косое или поперечное: жгутиков два, непохожие, один обвит вокруг основания другого или в
поперечной бороздке; пленка часто плотная, из многочисленных панцирных пластинок

10. DINOFLAGELLATA

Ceratium Schrank; *Gymnodinium* Stein; *Peridinium* Ehrb. (Fig. 46); *Pouchetia* Schütt; *Pyrocystis* Murray (Fig. 47);
Polykrikos Bütschli.

Семейства Protomastigaceae и Volvocaceae настолько обширны, что требуют дальнейшего
разделения.

ПРОТОМАСТИГОВЫЕ

I. Ротовые пятна 2. Жгутики расположены парами.

DISTOMATIDAE

II. Ротовое пятно 1 или 0.

А. Жгутик 1.

(a) Без переднего отростка: часто паразитический

OIKOMONADIDAE

Oikomonas К. (Рис. 37, 2, 8); *Трипаносома* Груби (рис. 39, a-б); *Трепонема* Вильи. (Рис. 39, г-я).

(b) Передний отросток односторонний или хоботочковидный: клетка часто чешуйчатая

BICOECIDAE

Bicoeca Clark; *Poteriodendron* St.

(c) Передний отросток представляет собой воронку, окружающую основание жгутика: клетки
часто чешуйчатые.

(i.) Без воронки

CRASPEDOMONADIDAE

Codosiga Clark; *Monosiga* Cl.; *Polyoeca* Кент; *Протероспонгии* Кент; *Сальпингоэка* кл.

(ii.) Воронка, не выходящая из общего студенистого вложения

PHALANSTERIDAE

В. Жгутиков 2, неодинаковых или непохожих по функции, один иногда короткий и толстый.

(a) Оба жгутика направлены вперед

MONADIDAE

Monas St.; *Anthophysa* Bory (рис. 37, 13).

(b) Один жгутик, обычно более длинный, повернут назад

BODONIDAE

Bodo St. (рис. 38).

С. Жгутиков 2, равных и сходных

AMPHIMONADIDAE

Amphimonas Duj.; *Diplomita* K. (Рис. 37, 10); *Puniododendron* St. (рис. 37, 14).

Д. Жгутики 3

TRIMASTIGIDAE

Dallingeria K. (Рис. 37, 6); *Costia* Leclercq.

Е. Жгутиков 4 или более: в основном паразитируют у многоклеточных

POLYMASTIGIDAE

Trichomonas Donne; *Tetramitus* Perty (рис. 37, 7); *Hexamitus* Duj.; *Lambliia* Blanchard.

Ф. Жгутиков много, иногда они представляют собой сплошное реснитчатое вложение, иногда сопровождаются волнистой перепонкой : паразитирует у многоклеточных.

(a) Жгутики длинные: ядро одиночное: паразитируют у насекомых

TRICHONYMPHIDAE

Dinenympha Leidy; *Joenia* Grassi; *Pyronympha* Leidy; *Trichonympha* Leidy; *Lophomonas* St.; *Maupasia* Schew.

(b) Жгутики короткие, реснитчатые, равномерно распределенные: ядер очень много, все похожие: паразитирует у земноводных

OPALINIDAE

Opalina Пуркинье и Валентина (рис. 41).

ВОЛЬВОЦВЕТНЫЕ

А. Клетки обычно изолированные, отделяющиеся после деления или образования расплода. Обычно зеленые (иногда красные), реже бесцветные сапрофиты

CHLAMYDOMONADIDAE

Chlamydomonas Ehrb.; *Phacotus* Perty; *Polytoma* Ehrb.; *Sphaerella* Sommerf. (Рис. 43); *Zoochlorella*.

В. Клетки, размножающиеся в активном состоянии радиальными делениями в одной плоскости и обычно загибающиеся с образованием сферической колонии, объединенной в студенистую оболочку, иногда пронизанную плазменными нитями.

VOLVOCIDAE

Gonium O.F.M.; *Eudorina* Ehrb.; *Pandorina* Bory (рис. 45); *Stephanosphaera* Cohn; *Volvox* L. (рис. 44).

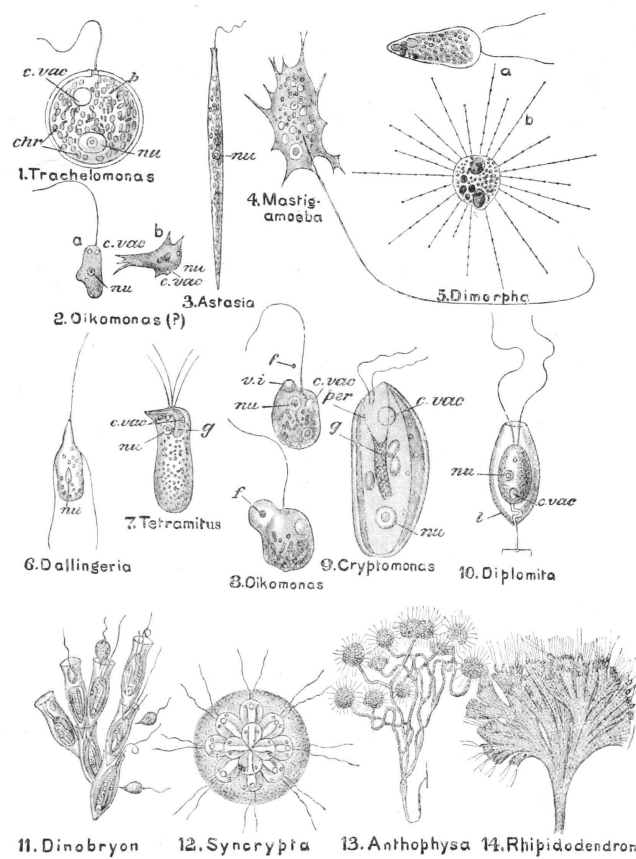


Рис. 37. Различные формы жгутиковых. 2, 6-8, 10, 13, 14, Protomastigaceae; 11, 12, Chrysomonadaceae; 9, Cryptomonadaceae; 1, 3, Euglenaceae; 4, Pantostomata: обратите внимание на разветвленный стебель в 13; разветвленную трубчатую теку в 14; отчетливые теки в 11; стебель и теку в 10. На 2 показаны фазы жгутиконосцев (a) и амебоидов (b); на 5 показаны фазы жгутиконосцев (a) и гелиозоев (b); на 8 показаны две стадии проглатывания частицы пищи (f); chr, пластоиды; c.vac, сократительная вакуоль; f, частица пищи; g, пищевод; l, тека; nu, ядро; p, протоплазма; per, перистом; v.i, вакуоль для приема пищи. (От Паркера и Хасвелла, в основном от простейших.)

Способы питания тройственны: простейшие формы живут в жидкостях, содержащих разлагающиеся органические вещества, которые они поглощают своей поверхностью ("сапрофитные"); другие поглощают пищу либо амебным способом, либо в образованную для этой цели вакуоль, либо в определенный рот ("голозойский"); у других снова есть окрашенные пластыди, зеленые, коричневые или желтые ("голофитные"), обладающие способностью растений самостоятельно добывать пищу. Но мы встречаемся с видами, которые демонстрируют хроматофоры в одно время и не имеют их в другое; или, опять же, одна и та же особь (эвглена) может перейти от голозойской жизни к сапрофитной (парамеба, некоторые динофлагелляты) при изменении условий.

Многие выделяют стебель на заднем конце: при "непрерывном" его образовании, без разрыва при делении, образуется ветвящаяся колония (Полиоэка). Этот стебель может иметь различную консистенцию. У *Anthophysa* (рис. 37, 13) это, по-видимому, происходит из-за слипания выделяющихся частиц, образовавшихся на заднем конце тела, со студенистыми выделениями; но деление стебля здесь случайное или прерывистое, так что клетки располагаются пучками на верхушках ветвей. Соответствующий секрет, студенистый или хитиновый, вокруг тела клетки образует чашечку или "теку", внутри которой клетка лежит совершенно свободно, либо прилипая к ней своей поверхностью, либо прикрепляясь к ней жесткой или сокращающейся нитью. Тека, опять же, может принимать форму простой

студенистой массы, в которую клеточные тела могут быть полностью погружены, так что выступают только жгутики, как у *Volvocidae*, *Proterospongia* (рис. 75, стр. 182) и *Rhipidodendron* (рис. 37, 14). Часто это желе принимает форму веера (*фаланстерия*), разветвляющиеся трубки, из которых оно состоит, лежат каким-то образом рядом и в конечном итоге расходятся. У *Hydrurus* ветвящееся желе принимает форму ветвящегося конфервоида.^[117]

Тело клетки может быть ограничено нечетко очерченным плазматическим слоем у *Chrysomonadaceae* и некоторых *Protomastigaceae*,^[118] или оно может образовывать плазматическую мембрану или "пленку", иногда очень прочную и шероховатую, или полосатую, как у *Euglenaceae*, или оно может иметь отдельную "кутикулу" (у голофитных видов, образованную целлюлозой), или даже двустворчатую или многоклапанную раковину из отдельных пластинок, шарнирно закрепленных или перекрывающихся (*криптоглена*, *Факотусы*, Динофлагелляты). Стенка *Coccolithophoridae*, семейства *Chrysomonadaceae*, укреплена вкрапленными известковыми спикулами ("кокколиты", "циатолиты", "рабдолиты"), которые в наиболее сложных формах (циатолиты) похожи на рубашечную запонку, пересеченную трубкой, проходящей через ножку и открывающейся с обоих концов. Эти организмы^[119] составляют значительную долю планктона; спикулы изолированные или в их первоначальном агрегированном состоянии ("коккосферы", "рабдосферы") в значительной степени входят в состав глубоководных известковых илов. Они встречаются в ископаемом виде с кембрийских времен (потсдамский песчаник в Мичигане и Канаде), и в некоторых слоях их чрезвычайно много, 800 000 на миллиметр. куб в эоценовом мергеле.

Силикофлагелляты имеют кремнистый скелет, напоминающий скелет многих *радиолярий*, к которым их относили до описания живого организма (см. стр. 79, 86 и далее).

Фишер показал, что жгутик имеет одну из двух форм: либо он похож на хлыст, когда палочка, видимая только в свежем образце, при окрашивании переходит в длинную плеть, доселе невидимую; либо вся длина окаймлена мелкими реснитчатыми боковыми выростами. Если он одиночный, то почти всегда выступает как тянущий орган ("трактеллум");^[120] главными исключениями являются краспедомонады, у которых он расположен сзади и действует как череп ("пульселлум"), и некоторые динофлагелляты, у которых он обратим в действии или расположен сзади. В дополнение к переднему жгутику может быть один или несколько задних жгутиков, которые тянутся позади как органы чувств или могут закреплять клетку своими кончиками. У *Dallingeria* их два, а у *Bodo saltans* - одна передняя фиксирующая плеть, с помощью которой они поднимаются и опускаются на органические обломки, среди которых живут, и разлагают их. Многочисленные похожие длинные жгутики *Trichonymphidae* обеспечивают переход в роде *Pyrsonympha* к коротким обильным ресничкам *Opalina*, обычно относимым к инфузориям-инфузориаткам.

Возникает волнистая перепонка, иногда переходящая в жгутик у определенных родов, все паразитические, такие как *Trypanosoma* (вкл. *Herpetomonas*), *Trichomonas*, *Hexamitus* и *Dinenympha*.

В некоторых случаях жгутик (или жгутики) вставляется в определенную ямку, которая в родственных формах является отверстием для рта. Сократительная вакуоль присутствует у пресноводных форм, но не у всех морских, равно как и у эндопаразитов. Она может быть одиночной или окружена кольцом мельчайших "формирующих" вакуолей, или выделяться в

постоянно видимый "резервуар". Она, опять же, может выделяться непосредственно на поверхность или через ямку или канал, в котором берет начало жгутик (*эвглена*).

"Хроматофор" может представлять собой одинарную, двойную пластинку или несколько.^[121] У особенной формы *парамебы* хроматофор может дегенерировать и воспроизводиться заново. Он часто заключает в себе округлые или многоугольные гранулы неокрашенной плазмы, очень преломляющие свет, известные как "пиреноиды". Они, как и хроматофоры, размножаются прямым делением. "Запасами" могут быть (1) жировые шарики; (2) гранулы, возможно, белкового вещества, называемого "лейкозин"; (3) углевод, называемый "парамилум", незначительно отличающийся от крахмала (см. стр. 95); (4) настоящий крахмал, который обычно откладывается в виде мельчайших гранул, образуя оболочку для пиреноида, когда таковой присутствует.

В плазме крови у основания жгутика обычно присутствует гранула с сильным окрашиванием. Это мы можем назвать "блефаропластом" или "центросомой" в более широком смысле.

Деление в активном состоянии обычно продольное; зарегистрировано несколько исключений. Инцистирование не является редкостью; а у окрашенных форм стенка кисты состоит из целлюлозы. Деление в кисте обычно множественное;^[122] однако у окрашенных форм вегетативный рост часто чередуется с делением, давая начало растениюподобным телам. *Политома* и другие хламидомонады размножаются путем "формирования выводка" в активном состоянии; блефаропласт, как предполагает Данджард, сохраняется, чтобы продолжить движение жгутиков родительского организма, в то время как остальная часть плазмы делится, образуя выводок. **Конъюгация** наблюдается у многих видов. У некоторых видов *Chlamydomonas* это происходит после того, как одна или обе из двух клеток останавливаются, но в большинстве случаев это происходит между активными клетками. Мы находим все переходы между равными союзами и дифференцированными половыми союзами, как мы увидим при обсуждении Volvocaceae.^[123] "Спаренная клетка" отличается по поведению в разных группах, но почти всегда уходит в покой и сразу же инцистирует, что бы она ни делала впоследствии.

История **жизни** многих жгутиковых была успешно изучена различными наблюдателями и пролила поток света на многие процессы живых существ, которые до сих пор были неясны. Первые исследования были проведены благодаря терпеливому труду Драйсдейла и Даллинджера. Тонкая механическая стадия позволяла наблюдателю удерживать в поле зрения один Жгутик и, когда он разделялся на два, следить за одним из продуктов. Бинокулярный окуляр значительно снижал утомляемость и позволял наблюдателям меняться местами, не теряя из виду особого Жгутиконосца, находящегося под наблюдением; тот, кто приходил сменить его, прикладывал один глаз к прибору и узнавал отдельного Жгутиконосца, находящегося в поле зрения, когда тот протягивал руку к механизму сцены, прежде чем первый наблюдатель окончательно покидал свое место по окончании рабочего периода. Кормление с ложечки миссис Даллинджер позволяло продлить такие смены, самой продолжительной из которых была смена доктора Даллинджера продолжительностью в девять часов.

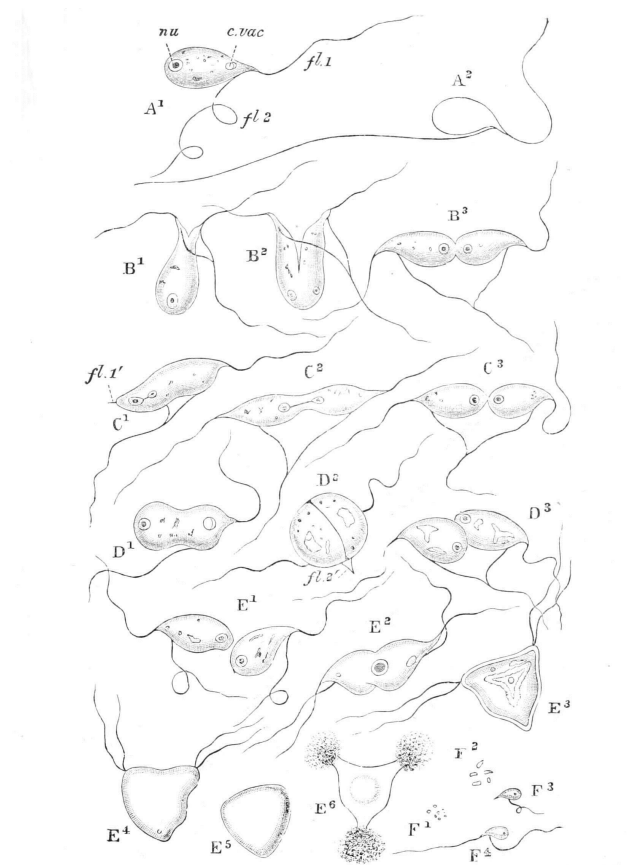


Рис. 38.—*Салтаны Бодо*. А, положения, принятые при пружинящих движениях закрепленной формы; В, продольное деление закрепленных форм; С, поперечное деление той же формы; D, деление свободно плавающей формы; E¹-E⁴, сопряжение свободно плавающей формы с закрепленной формой; E⁵, зигота; E⁶, выброс спор из зиготы; F, рост спор: c.vac, сократительная вакуоль; fl.1, передняя; fl.2, вентральный жгутик; nu, ядро. (Из "Биологии Паркера", по Даллинджеру.)

Жизненные циклы значительно различались по продолжительности. В каждом случае было обнаружено, что после серии делений вид в конечном итоге подвергся конъюгации (более или менее неравной или обоеполой по характеру); ^[124] зигота инцистировалась; и внутри кисты протоплазматическое тело подверглось размножению, результатом которого стала масса спор, выделяющихся при разрыве кисты (рис. 38). Эти споры вырастают из слишком мелких, чтобы их можно было разглядеть с помощью наших микроскопов, в обычную жгутиковидную форму. Они выдерживают воздействие высыхания, если это будет произведено немедленно после их выхода из разорванной кисты; так что вполне вероятно, что каждая спора сама по себе имеет тонкую стенку кисты и апланоспору, из которой выходит единственная зооспора. Комплексный цикл, конечно, включает в себя весь курс от спорообразования до спорообразования. Такая полная и регулярная "история жизни", каждая характеристика вида, была последним аргументом против тех, кто придерживался мнения, что спонтанное зарождение живых существ происходило в результате вливания разлагающегося органического вещества.

До работы этих наблюдателей почти повсеместно считалось, что температура кипящей воды достаточна для уничтожения всех живых микробов, и что любая жизнь, появившаяся в закрытом сосуде после кипячения, должна быть вызвана самопроизвольным изменением его содержимого. Но теперь они показали, что, хотя ни один из изученных видов не сопротивлялся воздействию в активном состоянии температуры 138-140 ° F., споры в жидком состоянии выдерживали температуру, которая могла достигать даже 268 ° F., а в

сухом состоянии - даже 300 ° F. или более. Такие факты объясняют постоянное присутствие одного или нескольких таких мельчайших видов в жидкостях, разлагающихся при обычных условиях, причем споры, несомненно, присутствуют в воздушной пыли. Очень часто в одной настойке могут сосуществовать несколько видов; но они разделяются на разные зоны в соответствии с их соответствующей потребностью в воздухе, когда каплю жидкости помещают на предметное стекло и закрывают для исследования. Даллингер^[125] провел серию экспериментов по изучению устойчивости этих организмов в их последовательных циклах к постепенному повышению температуры. Начав с жидкости, содержащей три различных вида, которые обычно росли и размножались при температуре 60 ° F., он поместил ее в условия, в которых мог медленно повышать температуру. В то время как все первоначальные заключенные погибли бы при температуре 142 ° F. В конце концов ему удалось создать расы, которые процветали при температуре 158 ° F., обжигающей жары, когда несчастный случай положил конец этой серии экспериментов. Ни в одном случае температура не повышалась настолько, чтобы убить этих существ, так что повышенная терпимость их потомков была обусловлена не отбором тех, кто лучше всего сопротивлялся, как можно было бы ожидать, а наследованием повышенной терпимости и сопротивляемости от одного поколения или цикла к другому.

Как мы отмечали выше (стр. 40), изучение жгутиковых было в значительной степени в руках ботаников. После работы Бютчли в "Тьер-Рейхе" Бронна, Клебс^[126] взялся за их изучение; и основные монографии за последнее десятилетие появились в "Семействе пфланценов" Энглера и Прантля, где Сенн^[127] рассматривает жгутиконосцев в целом, Вилле^[128] - Volvocaceae, а Шютт - "Peridinales" или Dinoflagellata;^[129] в то время как только цистофлагелляты, состоящие всего из двух родов, были оставлены беспорному влиянию зоологов.^[130]

Среди этой группы большинство составляют сапрофиты, обитающие в воде, содержащей гниющие вещества или бактерии. Формы, столь тщательно изученные Даллинджером и Драйсдейлом, принадлежат к родам *Bodo*, *Cercomonas*, *Tetramitus*, *Monas* и *Dallingeria*. Многие другие паразитируют в крови или внутренних полостях высших животных, некоторые из них, по-видимому, безвредны, такие как *Trichomonas vaginalis*, паразитирующая на человеке, другие исключительно зловредны. *Костия некатрикс*, поражающая эпителиальную чешую пресноводных рыб, часто опустошает рыбоводные заводы. Род *Trypanosoma*, Gruby, распространяет ряд паразитов, вызывающих смертельные заболевания у людей и животных.^[131] *T. lewisii* распространен среди грызунов, но относительно безвреден. *T. evansii* является причиной болезни Сурра у жвачных животных в Индии и, по-видимому, передается через укусы "больших коричневых мух" (почти наверняка ветряных мух или Tabanidae, T. VI. стр. 481). *T. brucei*, переносится крупному рогатому скоту мухой Цеце, *Glossina morsitans* (см. Том VI. Рис. 244, стр. 513) в Экваториальной Африке, является причиной смертельной болезни Нагана, которая делает целые участки местности непроходимыми для быков или лошадей. Другими трипаносомными заболеваниями животных являются в Алжире и Пенджабе "дурин", поражающий лошадей и собак; в Южной Америке - Mal de Caderas (падучая болезнь), эпидемический паралич крупного рогатого скота. Во время печати этой книги было получено много дополнительных знаний об этом роде и болезнях, которые он вызывает. Было обнаружено, что трипаносомная лихорадка, недавно выявленная на Западном побережье, является ранней стадией сонной болезни, этой хорошо известной и самой смертоносной эпидемии Тропической Африки. Благодаря исследованиям Кастеллани, Набарро, и особенно полковника и миссис Брюс, мы теперь знаем, что паразит *T. gambiense* передается промежуточным хозяином, разновидностью мухи Цеце (*Glossina palpalis*). Полное исследование Шаудинном паразита кровяных телец совы показало, что, хотя в своем

внутрикорпусном состоянии он очень напоминает малярийных паразитов по поведению и по своему шизогенному размножению, так что его считали ацистоспоридией под названием *Halteridium*, на самом деле это *трипаносома*; ^[132] для успешного полового размножения требуется перенос в кишечник комара (*Culex*). Микробы могут паразитировать яичник и наделить потомство насекомого врожденной способностью заражать сов. Таким образом, проливается новый свет на происхождение Coccidiaceae, чьи "бласты" в организме насекомого-хозяина по своей морфологии напоминают *трипаносому*.

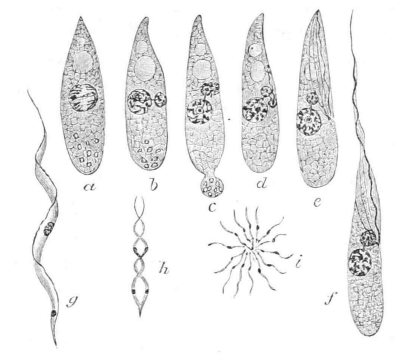


Рис. 39.—Морфология *трипаносомы*. а-ф, Стадии развития ночной *трипаносомы* из активной зиготы ("оокинета"); b, первое деление ядра на более крупное (трофическое) и более мелкое (кинето-) ядро; c, d, деление меньшего ядра и его трансформации с образованием "блефаропласта" и мионем; e, взрослая *трипаносома*; g, h, и др., *Treponema zeemannii* совы; g, форма *трипаносомы*; h, форма *спирохеты*; i, агрегат розетки. (В честь Шаудинна.)

Известно, что клещевая лихорадка человека на Западе Соединенных Штатов и эпизоотия техасской лихорадки вызваны кровопаразитами рода *Piroplasma* (*Babesia*), среди которых в свободном состоянии находятся *трипаносомы*. Представляется несомненным, что техасская лихорадка, хотя и вызвана укусами клещей, не передается непосредственно от одного животного к другому одним и тем же Клещом; но потомство самки клеща, сосавшей зараженного быка, содержит микробы-*трипаносомы* и через их укусы заразит других животных. Представляется вероятным, что вирулентность персидского клеща (*Argas persica*) обусловлена сходными причинами. Индийские болезни, известные как "Кала Азар" и "Восточная язва", характеризуются паразитами крови, первоначально названными в честь их первооткрывателя "тельцами Лейшмана", которые, как оказалось, являются результатом действия *пироплазмы*.

Трипаносома отличается расширением своего жгутика в волнистую мембрану, которая проходит по краю тела и может выступать сзади в виде второй плети. В этой мембране проходят восемь тонких мышечных нитей, или мионем, по четыре с каждой поверхности, внутри волнистой мембраны; на своем нижнем конце все они соединены с округлым телом, "блефаропластом", который здесь по своему происхождению, а также по своему поведению в репродуктивных процессах является настоящим модифицированным ядром, сравнимым в некоторых отношениях, как впервые было отмечено Плимером и Роуз Брэдфорд, ^[133] с микроядром инфузории. Часть веретена сегментации сохраняется в виде нити, соединяющей блефаропласт с большим истинным функциональным ядром (рис. 39, а-ф).

Кровь пациентов, страдающих рецидивирующей лихорадкой, содержит мелкого извивающегося паразита, который был описан как шизомицет, родственник бактериям, и до сих пор назывался *Spirochaeta obermeieri*. Шаудинн показал, что этот и другие подобные кровяные паразиты тесно связаны с *Trypanosoma*; и поскольку первоначальный род был основан на организмах гниения, которые, несомненно, являются шизомицетами, Вьюемин

предложил название *Treponema*. *T. pallidum* обнаруживается у пациентов с сифилитизмом и, по-видимому, вызывает их заболевание.^[134]

Craspedomonadidae (часто называемые хоанофлагеллятами, рис. 40) представляют собой группу, истинная природа которой была выяснена около сорока лет назад американским зоологом Х. Джеймсом-Кларком. Они прикрепляются либо к субстрату, либо к ножке, образующейся у основания клетки, либо к другим членам той же колонии; они отличаются выступанием цитоплазмы вокруг основания единственного жгутика в виде прозрачной воронки,^[135] в которой плазма находится в постоянном движении, хотя воронка сохраняет свою форму и размер, за исключением случаев, когда, как это иногда бывает, она втягивается.

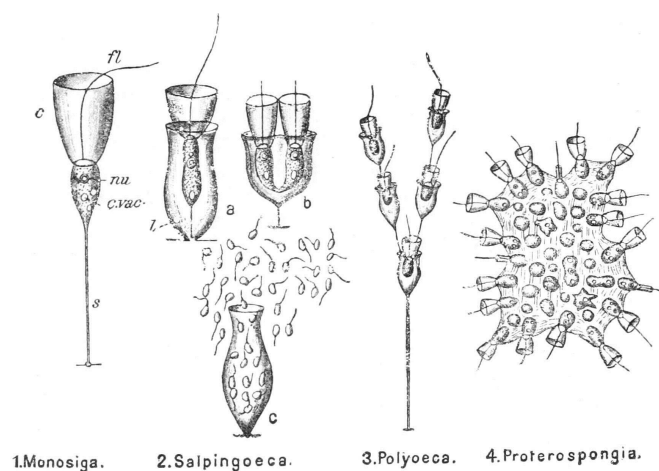


Рис. 40.- Различные формы Craspedomonadidae. 2, a, взрослая клетка; 2, b, продольное деление; 2, c, образование жгутиков путем образования расплода; c, воротничок; c.vac, сократительная вакуоль; fl, жгутик; l, тека; nu, ядро; s, ножка. (В честь Сэвилла Кента.)

Возбуждение жгутика вызывает поток воды вверх вдоль внешних стенок воронки; и частицы пищи, приносимые с собой, прилипают к внешней стороне воронки и переносятся ее потоковым движением к базальному сужению, где они поглощаются плазмой, которая, по-видимому, образует в этой точке глотательную вакуоль. Продольное деление - это обычный способ размножения, распространяющийся вверх по воронке. Если два сформированных таким образом стебля продолжают образовывать стебель, в результате образуется древовидный стебель, веточки которого несут на концах воронкообразные клетки, или "воротничковые клетки", как их обычно называют. У *Salpingoeca*, как и у многих других жгутиковых, каждая клетка образует чашечку или теку, часто очень изящной формы, напоминающей вазу, с изящно загнутым назад краем. Протероспонгии (рис. 75, стр. 182) выделяют студенистую оболочку для колонии, которая прикрепляется к твердым телам. У этого вида, по словам Сэвилла Кента, центральные члены колонии втягивают свой воротник, теряют жгутик, становятся амeboидными и, наконец, подвергаются расплодообразованию с образованием мельчайших зооспор. Это форма, которая по своей дифференцировке напоминает губок и рассматривалась как переход к ним; для жгутиковых питательные клетки губок снабжены воротничком, которого нет ни у одной другой группы многоклеточных (см. стр. 171, 181 и рис. 70, стр. 176). Последним монографом семьи является Рауль Франсе, но Джеймс-Кларк и Сэвилл Кент сделали новаторскую работу.

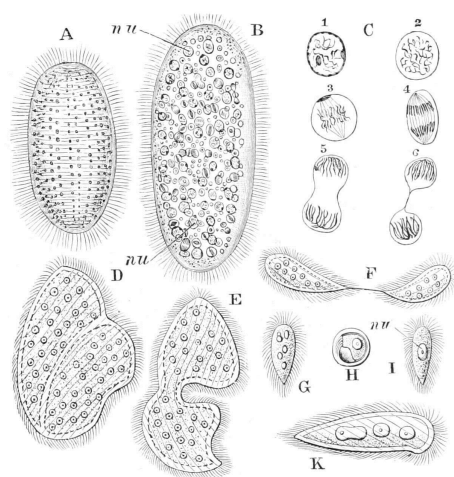


Рис. 41.—*Opalina ranarum*. А, живой образец; В, окрашенный образец, показывающий ядра; С, стадии ядерного деления; D-F, стадии деления; G, конечный продукт деления; H, инцистированная форма; I, молодая форма, освобожденная от цисты; К, то же самое после начала размножения ядра. nu, Ядро. (Из "Биологии Паркера" в честь Сэвилла Кента и Зеллера.)

Об истории жизни Trichonymphidae,^[136] все из которых паразитируют в пищеварительном тракте насекомых, особенно термитов или Белых муравьев (Т. V., стр. 356), ничего не известно. Некоторые из них полностью состоят из подвижных жгутиков, похожих на чрезвычайно длинные реснички, которые в *Диненимфе*, по-видимому, сливаются в четыре продольные волнистые мембраны. *Лофомонада* обитает в кишечнике таракана и слепня. У Opalinidae также есть полное обрастание ресничек, которые короткие и придают животному вид инфузории, которая часто встречается в прямой кишке амфибий и погибает при попадании в воду. Но, несмотря на внешнее сходство, все ядра, которых может быть до 200, похожи, и, следовательно, эта группа вообще не может быть отнесена к инфузориям. У *опалины* нет ни рта, ни сократительной вакуоли. Он размножается, делясь нерегулярно и с интервалами, окончательно распадаясь на одноклеточные фрагменты, которые инкапсулируются и попадают в воду. При проглатывании киста рассасывается, ее содержимое увеличивается и в конечном итоге принимает взрослую форму.^[137]

Мопассия имеет частичное вложение ресничек, единственный длинный жгутик и устье, сократительный пузырь и единственное простое ядро. Кажется, он находит подходящее место рядом с двумя вышеупомянутыми группами, хотя он свободен и имеет рот.

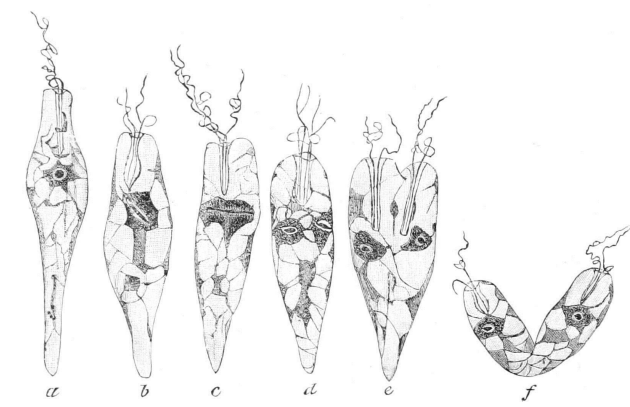


Рис. 42.— Продольное деление *Eutreptia viridis* (Euglenaceae), показывающее хлоропласты, ядро и жгутики, возникающие из глоточной трубки. (After Steuer.)

Среди Euglenaceae, *Euglena viridis* является очень распространенной формой, придающей зеленый цвет застойным или медленно текущим канавам и лужам в светлых местах, особенно когда они загрязнены большим количеством навоза, например, при переполнении свинарника, в компании с несколькими выносливыми коловратками, такими как *Hydatina senta* (Том II. Рис. 106, стр. 199) и *Brachionus*. *Эвглена* имеет длину около 0,1 мм в полностью вытянутом состоянии, овальная, заостренная сзади, косо усеченная спереди, со жгутиком, выходящим из глоточной ямки. На нем видны своеобразные извивающиеся движения, волны поперечного сжатия, проходящие вдоль тела из конца в конец, а также изгибы в разных меридианах. Такие движения называются "эвгленоидными". Передняя часть бесцветная, но при низкой мощности остальная часть клетки становится зеленой из-за многочисленных хлорофилловых телец или хлоропластов. Самый внешний слой цитоплазмы имеет несколько спиралевидную продольную исчерченность, возможно, из-за мышечных фибрилл. Внутренняя часть содержит множество слоистых пластинок парамиллюма и большое одиночное ядро. В передней части тела у основания жгутика находится красное "глазное пятно" на дорсальной стороне глотки - трубка или ямка, из которой выступает жгутик. Вейджер показал, что эта трубка принимает, также на своей дорсальной стороне, отверстие большой вакуоли, иногда называемой резервуаром, поскольку в нее выходит сократительная вакуоль (или вакуоли). Глазное пятно состоит из многочисленных гранул, содержащих растительное красящее вещество "гематоксин". Оно охватывает нижнюю или заднюю сторону сообщения между трубкой и резервуаром. Вейджер проследил, как жгутик проходит по трубке в резервуар, разветвляясь на два корешка там, где он входит в коммуникационное отверстие, и они прикреплены к стенке резервуара со стороны, противоположной глазу. Но на одном из корней, рядом с раздвоением, есть расширение, которое находится близко к главному пятну, так что оно может воспринимать световую реакцию. *Эвглена* - чрезвычайно светотаксический организм. На нем показаны различные изгибы вдоль продольной оси, а поперечные волны сжатия и расширения могут проходить от полюса к полюсу.^[138]

Среди Chrysomonadaceae род *Zooxanthella*, Brandt, уже был описан под названием *Radiolaria* (стр. 86), в желе которой он находится в симбиозе. Это также происходит в подобном союзе у морских инфузорий, *Vorticella sertulariae* и *Scyphidia scorpaenae*, а также у *Millepora* (стр. 261) и многих антозоа (стр. 373 f., 396).

Из Chlamydomonadidae *Sphaerella* (*Haematococcus*, Ag.) *pluvialis* (рис. 43) и *S. nivalis*, у которых зеленый цвет маскируется красным пигментом, вызывают явления "красного снега" и "кровавого дождя". Типовой род, *Chlamydomonas*, примечателен вариациями от вида к виду в характере и поведении гамет. Иногда они равны, в других случаях имеют два размера. У некоторых видов они сливаются сразу при приближении, в обнаженном активном состоянии; у других они инкапсулируются при приближении и объединяются за счет выделения оплодотворяющей трубки, как у сопряженных водорослей. *Зоохлорелла* является симбиотической у зеленых инфузорий (стр. 153, 158), губок (стр. 175), гидр (стр. 256) и турбеллярий (том II, стр. 43).

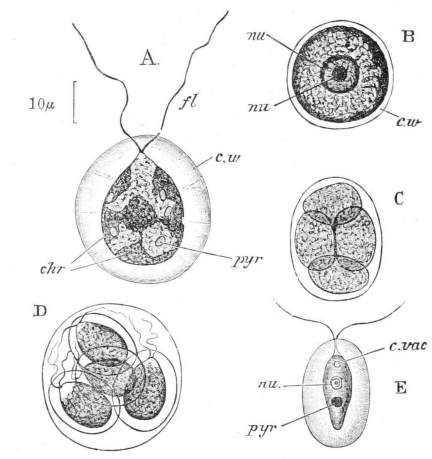


Рис. 43.—*Sphaerella pluvialis*. А, подвижная стадия; В, стадия покоя; С, D, два способа деления; Е, *Sphaerella lacustris*, подвижная стадия. *chr*, хроматофоры; *c.vac*, сократительная вакуоль; *c.w*, клеточная стенка; *fl*, жгутики; *nu*, ядро; *nu'*, ядрышко; *pyr*, пиреноиды. (Из "Биологии.")

Из семейства Volvocidae, *Volvox* (рис. 44) - самый крупный и заметный род. Его колония образует шар размером с булавочную головку, плавающий на поверхности прудов, канализационных стоков или даже луж или бочек с водой, свободно открытых для света. Он имеет то, что можно назвать скелетом из студенистого вещества, [\[139\]](#) сконденсировавшегося к поверхности в более плотный слой, в котором разбросаны мельчайшие клетки. У каждого из них есть глазное пятно, сократительная вакуоль и два жгутика, за счет совместного действия которых колония приводится в движение. Тонкие пограничные линии в стенке колонии отмечают надлежащее размещение каждой клетки. Клетки выделяют тонкие плазменные нити, которые соединяются с нитями их соседей и образуют связь между ними. В той половине полушария, которая находится сзади при плавании, равномерно распределено несколько (от пяти до восьми) более крупных клеток ("макрогонидии" более старых авторов), выступающих по мере увеличения в размерах в центральное желе. Они по мере роста сегментируются, образуя новую колонию.

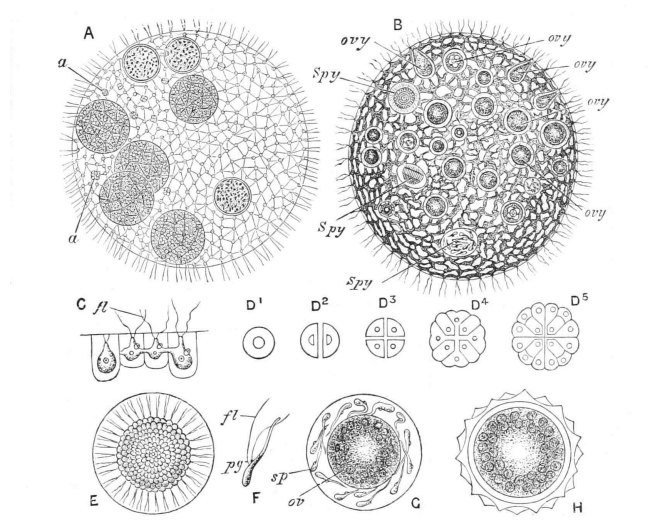


Рис. 44.—Глобатор *Volvox*. А, целая колония, включающая несколько дочерних колоний; В, то же самое в период половой зрелости; С, четыре зооида в оптическом разрезе; D¹-D⁵, развитие партеногонидия; Е, зрелый спермогоний; F, сперма; G, яйцеклетка; H, оосперм. *a*, партеногонидии; *fl*, жгутик; *ov*, яйцеклетка; *яйцеклетки*, завязи; *pg*, пигментное пятно; *sp*,

сперматозоиды; *Spy*, спермогонии, делящиеся с образованием сперматозоидов. (Из "Биологии Паркера", в честь Кона и Киршнер.)

Деления происходят только в двух плоскостях под прямым углом, так что молодая колония сначала представляет собой пластинку, но по мере размножения клеток пластинка загибается вверх (как при гастрюляции двойной клеточной пластинки нематоды *Cucullanus*, Т. II, с. 136) и, наконец, образует полу сферу, ограниченную одним слоем клеток: место первоначального отверстия можно проследить даже у взрослой особи как пустое пространство большего размера, чем существует в других местах. Среди клеток молодой колонии некоторые перестают делиться, но продолжают расти в ранний период, и им суждено, в свою очередь, стать матерями ("партеногонидиями") новой колонии; они начинают сегментироваться до того, как освобождается колония, клетками которой они являются. Молодые колонии в конечном счете освобождаются при разрыве сферы в виде сфер небольшого размера, которые отныне растут только за счет увеличения сферы в целом и более широкого разделения вегетативных клеток. Таким образом, вегетативные клетки вскоре перестают расти; весь запас пищевого материала, получаемого в результате их жизнедеятельности, идет на питание партеногонидий, или молодых колоний, в зависимости от случая. Таким образом, эти вегетативные клетки утратили способность к делению в других местах, присущую клетке протиста. Более того, когда сфера разрывается для освобождения молодых колоний, она тонет и обречена на гибель, то ли потому, что ее светлюбивые клетки погружены в ил дна, то ли потому, что у них больше нет способности к жизни. Когда конъюгация вот-вот произойдет, именно клетки, которые в противном случае были бы партеногонидиями, либо действуют как оосферы, либо делятся как "спермогонии" с образованием плоского выводка мельчайших желтых мужских клеток ("сперматозоидов"). Они напоминают вегетативные клетки, обладающие глазным пятном и двумя сократительными вакуолями, но отличаются чрезвычайно увеличенным ядром, которое определяет клювообразный отросток спереди. После того, как одна из них сливается с женской клеткой ("оосферой"), продукт ("оосперм") инцистируется, переходит в стадию глубокого покоя и, наконец, дает начало новой колонии. Оосферы и выводки сперматозоидов могут возникать в одной и той же колонии или в разных, в зависимости от вида.

Прежде чем мы рассмотрим особенности сингамических процессов *Вольвокса*, мы изучим те, которые представлены его ближайшими союзниками, которые имеют ту же среду обитания, но гораздо более мелкие. Три из них хорошо известны, *Stephanosphaera*, *Pandorina* и *Eudorina*, все из которых имеют сферические колонии из от восьми до тридцати двух клеток, встроенные в поверхность сферы, и не дифференцируются на вегетативные клетки и партеногонидии (или репродуктивные клетки).

Stephanosphaera имеет восемь клеток веретенообразной формы, расположенных вдоль равноудаленных меридианов своей сферы; при вегетативном размножении каждая из них распадается на своем месте, образуя молодую колонию, а затем освобождаются восемь дочерних колоний. При конъюгации каждая клетка колонии распадается на выводки из 4, 8, 16 или 32 маленьких гамет, которые плавают внутри общей оболочки, спариваются и сливаются по двое: это "изогамная", "эндогамная" конъюгация. У *Pandorina* (рис. 45) клетки округлой формы, их от 16 до 32 в каждой колонии. Вегетативное размножение у этого растения, как и у *Eudorina*, по существу такое же, как у *Stephanosphaera*. При конъюгации клетки высвобождаются и бывают трех размеров в разных колониях: маленькие (S), средние (M) и большие (L). Могут происходить следующие слияния: $S \times S$, $S \times M$, $S \times L$, $M \times M$, $M \times L$. Таким образом, большие всегда являются женщинами, так сказать, средний может играть роль мужчины для большого, женщины для маленького; маленькие являются

мужчинами для среднего и для большого. Средний и малый способны, каждый со своими подобными, к равному, недифференцированному спариванию; так что мы имеем дифференциацию пола, далеко отличную от дифференциации обычного, бинарного пола. *Юдоруна*, однако, достигла "бинарного пола", поскольку женские клетки - это обычные вегетативные клетки, самое большее, немного увеличенные, а мужские клетки образованы обычными клетками, производящими большую плоскую колонию из шестидесятитрехминутных самцов или сперматозоидов. В некоторых случаях четыре клетки на вершине колонии являются спермогониями, каждая из которых производит выводок сперматозоидов, в то время как остальные являются оосферами. Переход на *Вольвокс*, должно быть, произошел в результате стерилизации большинства клеток колонии для улучшения питания тех немногих, которые предназначены только для размножения.

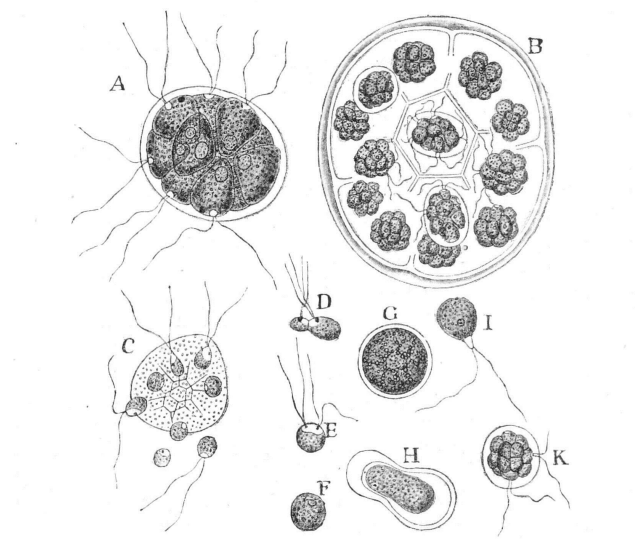


Рис. 45.—*Пандорина морум*. А, вся колония; В, бесполое размножение, каждый зооид делится на дочернюю колонию; С, высвобождение гамет; D-F, три стадии конъюгации гамет; G, зигота; H-K, развитие зиготы в новую колонию. (Из "Биологии Паркера", по Гебелю.)

Вольвокс, как мы видели, достиг специализации, полностью сравнимой со специализацией многоклеточных, где сегментация оплодотворенной яйцеклетки приводит к образованию двух классов клеток: тех, которые предназначены для формирования тканей и обречены на окончательную гибель вместе с организмом в целом, и тех, которые в конечном итоге дают начало репродуктивным клеткам, яйцеклеткам и сперматозоидам. Но это простой параллелизм, не указывающий на какую-либо взаимосвязь: ооспоры *Volvocaceae* демонстрируют тенденцию к инцистному состоянию, в котором происходит деление, столь характерную для водорослей, и они снова указывают путь к Криптогам более высокого статуса. Таким образом, *Volvox*, несмотря на то, что по своей свободной жизни и клеточной дифференцировке он является наиболее животным из всех известных жгутиковых, все же, как и остальные представители семейства *Volvocaceae*, неотделим от Растительного царства и помещен сюда только из-за невозможности расщепления Жгутиковых надвое.

Динофлагелляты (рис. 46, 47) часто имеют исключительно большие размеры в этом классе, достигая максимального диаметра 150 мкм (1×160") и даже 375 мкм (1×67") у *Pyrocystis noctiluca*. Особенностью группы является наличие двух жгутиков; один, нитевидный, возникает в продольной бороздке и, простираясь по всей своей длине, выступает за спину животного и является заметным органом движения: другой, лентовидный, также возникает

в продольной бороздке, но проходит по несколько спиралевидной поперечной бороздке,^[140] и никогда не выступает из нее при жизни, совершая волнообразные движения, имитирующие движения пояса ресничек или непрерывной волнообразной перепонки (рис. 46). Это появление привело к старому названию "Цилиофлагеллята", от которого, конечно, пришлось отказаться, когда Клебс обнаружил истинную структуру.^[141] В эктоплазме имеется отчетливая целлюлозная мембрана, иногда окремненная, прерываемая лишь пустым пространством в продольной бороздке, откуда берут начало жгутики. Эта кутикула обычно твердая, скульптурная и разделена на пластинки определенной формы, скошенные и перекрывающиеся в месте соединения; иногда было замечено, что они линияют из-за клетки.

Большое вакуольное пространство, пересеченное плазменными нитями, отделяет периферическую цитоплазму от центральной, внутри которой находится большое ядро. У большинства видов имеется один или несколько хроматофоров, окрашенных желтоватым или коричневатым пигментом, представляющим собой смесь липохромов, отличную от диатомина. У некоторых видов их присутствие непостоянно, и эти виды демонстрируют изменчивость в отношении своего питания, которая иногда носит голозойский характер. В этих условиях клетка может поглощать частицы пищи, такие же объемные, как яйца коловраток и веслоногих моллюсков, посредством выступления псевдоподии на стыке двух бороздок. Как и у большинства цветных форм, часто присутствует глазное пятно, представляющее собой чашеобразное скопление пигмента с линзовидным преломляющим телом в углублении. Сократительная вакуоль, здесь называемая "пустышкой", встречается у многих видов, сообщаясь с продольной бороздкой каналом. Нематоцисты (см. стр. 246 f.) присутствуют у *поликриков*, трихоцисты (см. стр. 142) у нескольких родов.

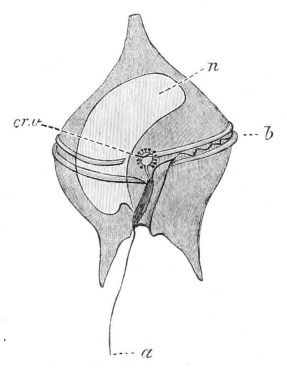


Рис. 46.—Перидиний расходящийся. *a*, жгутик продольной бороздки; *b*, жгутик поперечной бороздки; *sg.v*, сократительная вакуоль, окруженная формирующимися вакуолями; *n*, ядро. (After Schütt.)

Деление обычно косое, разделяющее тело на две непохожие половины, каждая из которых должна подвергнуться особому росту, чтобы восстановить недостающую часть и завершить формирование панциря. Неполное разделение молодых клеток приводит к образованию цепочек, особенно у *Ceratium* и *Polykrikos*, причем последний делится поперечно и образует цепочки по восемь штук. Процесс деления может происходить, когда клетка активна, или в кисте, как у *Pyrocystis* (рис. 47). Опять же, инцистментация может предшествовать множественному делению, что приводит к образованию выводка мельчайших ройщиков. Было высказано предположение, что они способны играть роль гамет и спягаться парами.^[142]

Динофлагелляты по большей части ведут пелагический образ жизни, плавают у поверхности и в изобилии окрашивают воду пресноводных озер или даже прудов в красный

или коричневый цвет. *Peridinium* (рис. 46) и *Ceratium* (последний примечателен роговидными обратными продолжениями нижнего конца) являются обычными родами как в море, так и в пресных водах. *Gymnodinium pulvisculus* иногда паразитирует в аппендикулярии (Том VII. стр. 68). *Поликрикос*^[143] имеет четыре поперечные бороздки, каждая со своим жгутиком, помимо концевой. Многие морские виды фосфоресцируют и играют большую роль в освещении моря, а некоторые придают ему красный цвет.

Было описано несколько ископаемых форм. *Перидиний*, безусловно, является ископаемым, обнаруженным в огненном камне Делитце, относящемся к меловому периоду. Полная монография группы под названием "*Peridinales*" была опубликована Шюттом.^[144]

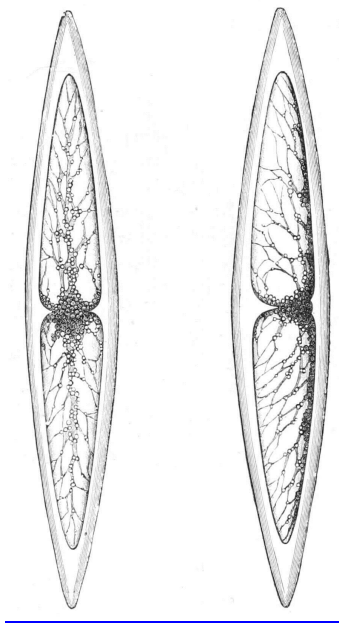


Рис. 47.—*Pyrocystis fusiformis*, Мюррей. $\times 100$. С поверхности Гвинейского течения. (От Уивилла Томсона.)

Цистофлагелляты содержат только два рода,^[145] *Noctiluca*, распространенный на поверхности спокойных морей, которому, как следует из его названия, он придает фосфоресценцию, и *Leptodiscus*, найденный R. Hertwig в Средиземном море. *Noctiluca* огромен для жгутиконосца, поскольку по форме напоминает миниатюрную дыню и имеет диаметр около 1 мм ($1 \times 25''$) или более. В углублении находится "ротовая щель", с одного конца которой поднимается широким основанием большой грубый жгутик, длиной с тело или длиннее и поперечно-исчерченный. Перед основанием жгутика находятся два выступа, похожих на губы, из которых один, немного более твердый, чем другой, и с поперечными ребрами, называется зубом; на стыке двух находится второй, крошечный жгутик, обычно называемый ресничкой. За ними ротовая борозда имеет овальное пространство, собственно рот; за ним, опять же, ротовая борозда некоторым образом продолжается, с отчетливым стержнеобразным гребнем в борозде. Все тело, включая большой жгутик, покрыто прочной кутикулярной пленкой, за исключением продолговатого устья, а губы и стержень являются лишь ее утолщениями. Цитоплазма имеет сетчатое расположение: устье открывается в центральный агрегат, от которого отходят нити, разветвляясь по мере отступления к периферии, где они переходят в непрерывную выстилку кутикулярной стенки, жидкость заполняет промежутки. В целом это устройство мало чем отличается от того, которое встречается во многих растительных клетках, но единственными другими протистами, у которых оно встречается, являются инфузории *Trachelius* (рис. 56, стр. 153) и локсоды. Центральная масса содержит большое ядро. *Noctiluca* питается животными и выводит свои выделения через

рот. Крупный жгутик примечателен поперечной исчерченностью своей плазмы, особенно на вентральной стороне. Кутикула может быть линькой, как у динофлагеллят. В качестве прелюдии к делению внешние дифференцировки исчезают, ядро делится в плоскости ротовой бороздки, и меридиональное сужение разделяет две половины, при этом регенерируются новые внешние органы. Также происходит конъюгация, два организма сливаются своей ротовой областью; органы опорно-двигательного аппарата и глотка исчезают; сросшиеся цитоплазмы объединяются, образуя сферу, а ядра сливаются, образуя зиготу или ядро для оплодотворения. За этой конъюгацией следует споруляция или образование расплода.^[146]

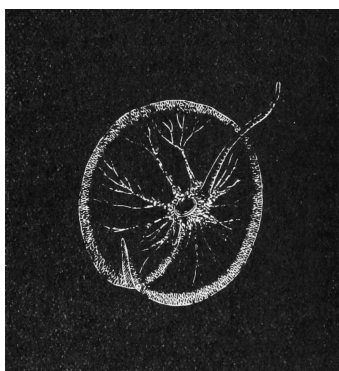


Рис. 48.—*Noctiluca miliaris*, морская цистофлагеллята. (Из Verworn.)

Ядро выходит на поверхность, подвергается последовательным делениям, и по мере продолжения деления многочисленные дочерние ядра занимают небольшие выступы, образованные разрастанием цитоплазмы верхнего полюса. Остальная цитоплазма атрофируется, и бугорки, образованные плазматическими выростами вокруг последних дочерних ядер, отделяются в виде множества зооспор (обычно 256 или 512); каждая из них продолговатая с дорсальным вздутием, похожим на шляпку, от края которого поднимается жгутик, направленный назад; параллельно этому шляпка удлиняется с одной стороны, образуя фасон, также выходящий за пределы противоположного полюса животного.^[147] В этом состоянии зооспора, на первый взгляд, представляет собой голую клетку. Динофлагелляты, откуда, по-видимому, следует рассматривать цистофлагеллят как тесно связанных с этой группой. *Лентодискус* вогнуто-выпуклый, круглый, со ртом в центре на выпуклой поверхности, 1-жгутиковый и достигает огромных размеров 1,5 мм. (1×16 дюймов) в диаметре.

Заметное свечение *Noctiluca* непостоянно. Он светится голубоватым или зеленоватым светом при любом возбуждении, но редко, когда его не беспокоят. Постоянный стимул вызывает непрерывный, но слабый свет. Этот свет настолько слаб, что несколько чайных ложек препарата, собранных на фильтре и разведенных, едва позволяют прочесть цифры на часах, находящихся в футе от нас. Как и при другой морской фосфоресценции, повышение температуры не может быть обнаружено. Яркость сосредоточена в мельчайших точках, в основном сосредоточенных в центральной массе, но рассеянных по всей цитоплазме. Легкое раздражение вызывает свечение только в точке касания, сильное вызывает вспышку всего тела. Утверждается, что любая форма раздражения, будь то тепло, прикосновение или возбуждение, электричество или магнетизм, вызывает свечение. Говорят, что днем *Noctiluca*, когда присутствует в изобилии, может придать морю вид томатного супа.

Самое раннее описание Noctiluca будет прочитано с интересом. Генри Бейкер пишет в "Занятиях микроскопом":^[148] Любознательный Исследователь природы, живущий в Уэллсе на побережье Норфолка, подтверждает на основании своих собственных наблюдений, что искрение морской воды вызывается насекомыми. Его ответ на Письмо, написанное ему по этому поводу, звучит так: "В стакане с морской водой, который я посылаю вместе с этим, находятся некоторые из животных, которые вызывают искрящийся свет в морской воде; их можно увидеть, если поднести флакон к Свету, они напоминают очень маленькие пузыри или пузырьки воздуха и находятся во всех местах от верха до низа, но в основном к верхушке, где они собираются, когда вода некоторое время стоит неподвижно, если только они не погибли из-за слишком долгого пребывания во Флаконе. Если поднести одно из этих Животных к хорошему микроскопу, можно обнаружить чрезвычайно мелкого червяка, висящего хвостом, прикрепленным к непрозрачному месту, в своего Рода Пузыре, который он, несомненно, обладает способностью сжиматься или раздуваться и, таким образом, подвешиваться на Поверхности или на любой глубине, включая Воду".

Вышеупомянутый Флакон с Морской водой был доставлен в целости, и в нем были обнаружены некоторые Животные, но они не излучали никакого Света, как, по словам моего Друга, они излучают при малейшем Движении Флакона, когда Вода только что набрана. Он также добавляет, что в определенное время, если бросить Камень в море, недалеко от Берега, Вода станет светящейся по мере того, как достигнет ее Движение: это происходит главным образом, когда Море сильно взволновано или после шторма ". Очевидно, то, что мистер Спаршалл, корреспондент Baker's, принял за червя, было большим жгутиком.

Главными исследователями этой группы были Хаксли, Съенковский, Оллман, Бютчли и Г. Пуше, в то время как Ишикава и Дофлейн прояснили спржение.

ГЛАВА VI

ПРОСТЕЙШИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ИНФУЗОРИИ (ИНФУЗОРИИ И СОСАЛЬЩИКИ)

IV. Инфузории.

Сложные простейшие, никогда не голофитные, за исключением симбиоза с растительными комменсалами, никогда не амебодные, с многочисленными короткими ресничками определенного очертания, с двойным ядерным аппаратом, состоящим из большого мегануклеуса и маленького микроядра (или нескольких),^[149] только последний участвует в конъюгации (кариогамии) и дает начало новому ядерному аппарату после конъюгации.

Название инфузории ранее применялось к большинству простейших и включало даже коловраток. Ибо это слово обозначает организмы, содержащиеся в "настоях" органических материалов, включая мацерации. Их готовили из самых разнообразных ингредиентов, среди которых, пожалуй, фаворитами были перец и сено. Их оставляли на разное время на воздухе, чтобы дать возможность организмам развиваться в них, а затем исследовали под микроскопом.^[150] С развитием наших знаний группа за группой отделялись от старого сообщества, пока не остались только инфузорийные или жгутиковые формы. Признание требований жгутиковых к независимому обращению сделало группу более естественной;^[151] в то время как она была расширена за счет приема ацинетанов (*Suctorina*), которые в течение некоторого времени рассматривались как подразделение Rhizopoda.

I. ИНфузория

Инфузории со ртом и ресничками, с помощью которых они передвигаются и питаются; обычно с волнистыми перепонками, мембранеллами, циррихами или некоторыми из них. Родов около 144: 27 исключительно морских, 50 общих как для моря, так и для пресной воды, 27 паразитируют на многоклеточных организмах или в них, остальные в пресной воде. Видов около 500.

Мы делим инфузории таким образом:^[152] —

(I.) Рот обычно закрыт, открывается за счет втягивания его круглого или щелевидного края; реснички однородные

Порядок 1.
ГОЛОСОМОВЫЕ.

Lacrymaria, Ehrb.; *Loxodes*, Ehrb.; *Loxophyllum*, Duj.; *Lionotus*, Wrez.; *Trachelius*, Schrank; *Amphileptus*, Ehrb.; *Actinobolus*, St.; *Didinium*, St.; *Scaphiodon*, St.; *Dysteria*, Huxl.; *Coleps*, Nitzsch.; *Дилентус*, Duj.; *Илеонема*, Стокса; *Мезодинум*, Св.

(II.) Рот постоянно открыт, обычно снабжен одной или несколькими волнистыми перепонками, получающими пищу за счет действия ресничек (TRICHOSTOMATA, Bütschli)

(a) Реснички почти однородные, обычно простирающиеся по всему телу, без какого-либо специального ротового венка из длинных ресничек или перепонки; рот с одной или две волнистые перепонки по ее краю или переходящие в короткую глотку.

Порядок 2.
ASPIROTRICHACEAE.

Paramecium, Холм; *Colpoda*, O. F. Müll.; *Colpidium*, St.; *Leucophrys*, Ehrb.; *Cyclidium*, кл. и L.; *Lembadion*, кл. и L.; *Cinetochilum*, Перти; *Pleuronema*, Duj.; *Ancistrum*, Маур.; *Глаукома*, Ehrb.; *Уронема*, Duj.; *Лембус*, Кон; *Уроцентр*, Ницш; *Иктуофтейриус*, Фуке.

(b) Сильные реснички или мембранеллы, образующие придаточный венчик и ограничивающие более или менее замкнутую область, "перистому", в одной точке которой находится рот.

(i.) Тело более или менее равномерно покрыто тонкими ресничками; придаточный венчик представляет собой открытую спираль

Порядок 3.
HETEROTRICHACEAE

Spirostomum, Ehrb.; *Bursaria*, O. F. Müll.; *Stentor*, Oken; *Folliculina*, Lamk.; *Conchophtheirus*, St.; *Balantidium*, кл. и L.; *Nyctotherus*, Лейди; *Metopus*, кл. и L.; *Caenomorpha*, Перти; *Discomorpha*, левандовая; *Блефарисма*, Перти.

(ii.) Реснички тела ограничены в распределении или отсутствуют; перистом передняя, почти круглая, зловещая.

Порядок 4.
OLIGOTRICHACEAE.

Halteria, Duj.; *Марина*, Грубер; *Тинтиннус*, Шранк; *Dictyocystis*, Эрб.; *Стромбидиум*, кл. и L. (= *Torquatella*, Lank.).

(iii.) Перистом, простирающаяся назад вдоль брюшной поверхности, которая одна снабжена подвижными перистальтиками и т.д.; дорсальные реснички тонкие, неподвижные.

Порядок 5.
HYPOTRICHACEAE.

Stylonychia, Эрб.; *Kerona*, O. F. Müll.; *Oxytricha*, Эрб.; *Euplotes*, Эрб.; *Стухотрича*, Перти; *Шизотрича*, Грубер.

(iv.) Реснички тела редуцированы до заднего пояса или временно или постоянно

отсутствуют; перистома передняя, почти круглая, окаймлена головчатым

венчиком, [153] ограничена желобком, окаймленным приподнятым ободком или

воротничком.

Порядок 6.

PERITRICHACEAE.

Lichnophora Cl.; *Trichodina* Ehrb.; *Vorticella* L.; *Zoothamnium* Bory; *Carchesium* Ehrb.; *Epistylis*

Ehrb.; *Opercularia* Lamk.; *Vaginicola* Lamk.; *Pyxicola* Kent; *Cothurnia* Ehrb.; *Сцифидия* Лахман;

Оффридиум, Бори; *Спирохона* Сент

Инфузории обладают настолько сложной организацией, что, как и в случае с многоклеточными, целесообразно начать с описания определенного типа. Для этой цели мы выбираем *Stylonychia mytilus*, Ehrb. (Рис. 49), вид, распространенный в воде, богатой органическими веществами, и относительно крупный ($1/75'' = 1\frac{1}{2}$ мм.). Она широкоовальная по очертаниям, с широким концом спереди, усеченная и наклоненная к левой стороне сзади; спина выпуклая, сильно утончающаяся спереди; брюхо плоское. Он передвигается по воде либо непрерывным плаванием, либо рывками, и может либо устойчиво ползти по твердой или воздушной поверхности, такой как воздушный пузырь, либо передвигаться с помощью пружин, напоминающих пружины паука-охотника. Границей везде является тонкая плазменная пленка, очень нежная и легко подвергающаяся диффузии, как и остальная часть клетки. От пелликулы отходят реснички, которые органически связаны с ней, хотя их можно проследить немного глубже; они расположены косыми продольными рядами и сильно и разнообразно модифицированы в соответствии со своим местом и функцией. По краю спинной поверхности они тонкие и неподвижные, вероятно, только чувствительные (*s.h.*); за исключением трех, которые значительно выступают над задним концом (*s.p.*), толстые, заостренные и истертые на концах и, возможно, служат веслами или рулями для резких движений. Они отличаются от простых ресничек как "циррины".

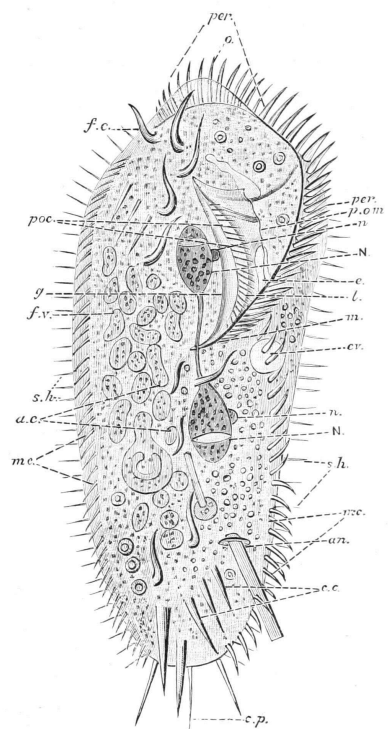


Рис. 49.— Вид с вентральной стороны *Stylonychia mytilus*. a.c., брюшные цирры; an, задний проход, из которого выходит раковина диатомовых водорослей; c.c., каудальные цирры; c.p., дорсальные цирры; cv, сократительная вакуоль; e, часть ее канала пополнения; f.c., фронтальные цирры; f.v., пищевые вакуоли; g, внутренняя волнистая мембрана; l, губа; m, рот или глотка; m.c., краевые циррозы; N, N, доли мегануклеуса; n, n, микроядра; o, передний конец; per, адоральные мембранеллы; roc, преоральные реснички; p.om, преоральная волнистая мембрана; s.h., чувствительные волоски.
(Изменено с английского.)

Справа от лобной области начинается, сразу за спинным краем, ряд крепких ресничкообразных органов (рис. 49, за); при тщательном рассмотрении они оказываются поперечными треугольными пластинками, которые после смерти могут распадаться на реснички.^[154] Это "адоральные мембранеллы". Этот ряд проходит до левого тупого угла и там пересекает край тела до брюшной стороны, а затем изгибается внутрь к срединной линии, которой достигает примерно на полпути назад, где переходит в глотку (m). Она образует переднюю и левую границу клиновидной впадины, "перистомиальной области", правой границей которой является "преоральный гребень" или губа (l), которая проходит почти по срединной линии, выступая вниз и над впадиной. Этот гребень несет на своей внутренней и верхней стороне ряд тонких "преоральных ресничек" (roc) и широкую "преоральную волнистую мембрану" (p.om), который простирается горизонтально поперек, ниже перистомиальной области. Крыша этой области имеет вдоль своего правого края "внутреннюю волнистую мембрану" (g), а затем, когда мы переходим влево, сначала "эндоральную мембрану", а затем "эндоральный" ряд ресничек. У некоторых родственных родов (не у *Stylonychia*) у основания и на внутренней стороне каждой адоральной перепонки находится "околоротовая" ресничка. Все эти подвижные органы, за исключением преоральных ресничек, переходят в глотку; но адоральные перепонки вскоре обрываются из-за нехватки места. В венке адорали насчитывается около семидесяти перепонок.

Остальная часть брюшной поверхности отмечена продольными линиями, вдоль которых расположены остальные придатки. С обеих сторон находится ряд "краевых перистальтиков" (m.c.), которые, подобно мембранеллам, могут распадаться на реснички, но обычно жесткие, похожие на позвоночник, и прямые в этих рядах; это главные органы плавания. Другие

циррины, также расположенные продольными рядами, с таким количеством пустых пространств, что за их расположением приходится тщательно следить, встречаются группами вдоль брюшной поверхности. Справа от перистомы находится группа изогнутых "лобных перистальтиков" (*f.c.*). За ртом находится вторая группа — "брюшные перистальтики" (*a.c.*), также изогнутые крючки; а за ними снова прямые, похожие на позвоночник "каудальные" или "анальные" перистальтики (*s.c.*), которые направлены назад. Эти три набора вентральных циррихий являются органами, с помощью которых животное выполняет свои ползучие и стремительные движения. Помимо рта, есть еще два отверстия, оба неразличимые, за исключением самого момента выделения; задний проход (*an*), который находится дорсально, и пора сократительной вакуоли, которая находится вентрально.

Протоплазма организма четко разделяется на мягкую, полужидкую "эндоплазму" или "эндосарк" и более твердую "эктоплазму" или "эктосарк". Первый богат гранулами различных видов и пищевыми вакуолями, в которых переваривается пища. Способ приема внутрь и т.д. описан ниже (стр. [145](#)). Эктоплазма пронизана альвеолами определенного расположения, большинство из которых расположены радиально к поверхности, или удлинненными каналами, идущими вдоль; внутри каждого из них находится сократительная плазменная полоска или мионема. Сократительная вакуоль (*cv*) находится в этом слое, немного позади устья, и соединена с двумя каналами, передним (*e*) и задним, из которых она пополняется.

Ядерный аппарат расположен на внутренней границе эктоплазмы; он состоит из (1) большого "мегануклеуса", образованного двумя яйцевидными долями (*N, N*), соединенных тонкой нитью; и (2) двух мельчайших "микроядер" (*n, n*), по одному против каждой доли мегануклеуса.

Стилонихия размножается поперечным делением, подробности которого рассмотрены на стр. [144](#), [147](#).

Протоплазма инфузорий является наиболее дифференцированной из всех, которые мы находим у протист, и мы можем без преувеличения говорить о сформированных при этом "органах".

Форма тела, определяемая твердой **пленкой** или плазматической мембраной, довольно постоянна для каждого вида, хотя она может подвергаться временным изгибам и сокращениям. Оболочка различается по жесткости; там, где ресничек много, она пропорционально нежная и почти не отличается от собственно эктоплазмы, за исключением того, что не является альвеолярной. У семейства Peritrichaceae он особенно устойчив и устойчив к гниению. У *колпсов* (Gymnostomaceae) она затвердевает и приобретает форму подобия пластинчатого панциря, а выступающие кончики пластин вокруг рта служат зубами для разрывания других активных протист, ее добычи; но, как и остальная протоплазма, она исчезает в результате разложения вскоре после смерти *колпсов*. Там, где, как у некоторых Oligotrichaceae, реснички отсутствуют на части тела, пелликула затвердевает; а на спинной поверхности и по бокам у *дистерии* она даже приобретает характер двустворчатой раковины и образует зубовидный каркас вокруг рта.

Из пелликулы выступают **реснички**, каждая из которых продолжается внутрь тонкой базальной нитью и заканчивается "базальной гранулой" или "блефаропластом". Реснички

тела тонкие и часто имеют обратимый характер действия, что является исключительным явлением в органическом мире. Они могут быть модифицированы или комбинироваться различными способами. Мы видели, что при *стилонихии* некоторые из них представляют собой неподвижные чувствительные волоски. Волоски и щетинки иногда выпадают в течение жизни, и часто после смерти, превращаясь на кончике в щеточку, а у основания имеют ряд блефаропластов. То же самое справедливо для мембранелл и волнистых перепонок. Таким образом, они сравнимы с "вибрирующими стилями" коловраток (Том II, стр. 202) и "гребнями" или "гребенчатыми пластинками" гребневиков (стр. [412 f.](#))^[155]

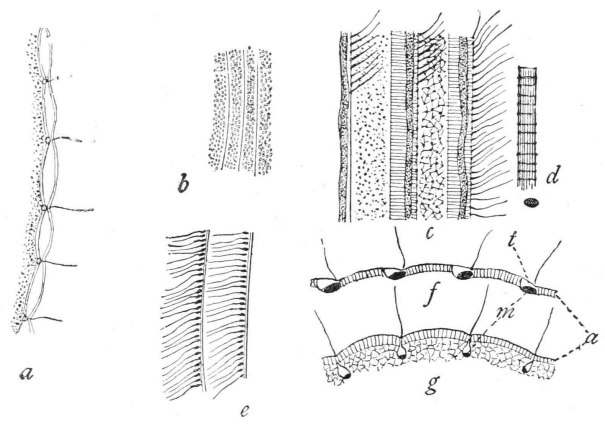


Рис. 50.—Эктосарка инфузории. *a-f*, из голубого стебля; *g*, Обесцвечивание голофрии. *a*, Поперечный разрез, видны реснички, пленочка, каналы и мионемы; *b*, вид поверхности под пленкой, видны мионемы, чередующиеся с синими зернистыми прожилками; *c*, более поверхностный вид, видны ряды ресничек, прилегающих к мионемам; *d*, мионема, сильно увеличенная, видны продольные и поперечная исчерченность; *e*, два ряда ресничек; *f, g*, оптические срезы эктосарки, показывающие пленку, альвеолярный слой (*a*), мионемы (*m*) и каналы в эктосарке. (От Калкинса, в честь Мечникова, Бютчли и Джонсона.)

The **Эктосарка** имеет очень сложную структуру. Как и другая протоплазма, она имеет ячеистую или альвеолярную структуру, но в этом случае альвеолы постоянны в своем расположении. Ряды этих альвеол проходят под поверхностью; и реснички отходят от их узловых точек, где соединяются вертикальные стенки нескольких из них и где содержится базальная гранула или блефаропласт. Продольные нити, идущие вдоль внутренних стенок альвеол поверхностного слоя, дифференцируются в мышечные фибриллы или "мионемы", которым многие структуры обязаны своей выраженной продольной исчерченностью, с одной стороны, и способностью к внезапному сокращению, с другой. Появление поперечной исчерченности может быть вызвано либо поперечными мионемами, либо складками, в которые сокращение продольных фибрилл обычно складывает пленку, когда она достаточно плотная (*Peritrichaceae*); однако круглые мышечные фибриллы, несомненно, присутствуют в перистом воротнике этой группы. В эктосарке часто обнаруживаются **трихоцисты**,^[156] аналогичные нематоцистам кишечнораотовых (стр. [247](#)) и, несомненно, выполняющие аналогичную цель, наступательную и оборонительную. Трихоциста представляет собой продолговатый мешочек (у *парамеций* длиной 4 мкм), расположенный под прямым углом к поверхности, который при раздражении химическим (танином, кислотами и т.д.) Или механическим путем выделяет или превращается в нить, в несколько раз превышающую длину ресничек (33 мкм), часто зазубренную на кончике. У хищных голоосеменных, таких как *Didinium*, трихоцисты вокруг (или даже внутри) рта имеют исключительные размеры и выбрасываются, чтобы парализовать и, в конечном счете, убить активных инфузорий, которыми они питаются. У большинства *Peritrichaceae* они, когда

присутствуют, ограничены ободком вокруг перистомы, в то время как у большинства видов инфузорий они не были описаны. Фибриллы, возможно нервные,^[157] были описаны в самом глубоком слое эктосарки у Heterotrichaceae.

Самый внутренний слой эктосарки часто снабжен системой каналов,^[158] обычно незаметных, поскольку они непрерывно выводятся в **сократительную вакуоль**; но, вызывая частичную асфиксию (*например*, не возобновляя ограниченный приток воздуха, растворенного в капле воды на предметном стекле под покровным стеклом), действие вакуоли ослабляется, и эти каналы могут быть легче продемонстрированы. Вакуоль после исчезновения образуется заново либо за счет слияния мельчайших формирующих вакуолей, либо за счет расширения разорванного конца канала или каналов. Поры выделения на поверхность видны у нескольких видов, даже в промежутках между сокращениями.^[159] Пора иногда находится рядом с порой заднего прохода, но связана с ней только у Peritrichaceae, где она открывается рядом с ней в преддверие или первую часть длинной глотки, часто через округлый резервуар (рис. 60, *r*) или удлинённый канал.

The **Эндосарка**, у большинства инфузорий, хорошо отличающаяся от эктосарки, очень мягкая; хотя она не находится в постоянном вращении, как у ризопод, она является местом кровообращения, чередующегося с длительными периодами покоя. Таким образом, пищевые вакуоли, описав более или менее беспорядочный путь, начинают выделять свои непереваренные продукты в одной точке - **заднем проходе**. У некоторых родов (*например*, *Didinium*) путь ото рта к заднему проходу представляет собой прямую линию, и можно почти говорить о пищеварительном тракте. У *Loxodes* и *Trachelius* (рис. 56) эндосарка, как и у жгутиковых *Noctiluca* (рис. 48, с. [133](#)), имеет центральную массу, в которую всасывается пища и от которой отходят доли, которые разветвляются по мере приближения и присоединения к эктоплазме. Эндосарка содержит выделяемые гранулы, вероятно, фосфат кальция, капли масла или растворенного гликогена, белковые шарики, зерна парагликогена и т.д.

The **Ядерный аппарат** находится на внутренней границе эктоплазмы. "Мегануклеус" может быть яйцевидным, удлинённым или состоять из двух или более округлых долей, соединённых тонкими перемычками (*Стентор*, *стилонихия*). "Микроядро" может быть одиночным; но даже когда мегануклеус не является лопастным, он может сопровождаться более чем одним микроядром, а когда оно лопастное, в каждой из его долей присутствует по крайней мере одно микроядро.^[160] Мегануклеус часто представляет собой отчетливые гранулы материала с более глубоким окрашиванием, изменяющиеся в зависимости от состояния питания; они особенно заметны в лентообразных мегануклеусах Peritrichaceae (рис. 51, 60). При приближении к делению она во многих случаях отчетливо фибриллирована.^[161] Но вся остальная внутренняя дифференцировка, а также любое сужение затем исчезают; и яйцевидная или округлая фигура становится удлинённой и имеет форму песочных часов и, наконец, сжимается в два яйцевидных дочерних мегануклеуса, которые во время и после деления клетки постепенно принимают форму, характерную для данного вида. Микроядра (все без исключения, когда их много) делятся путем модификации кариокинеза (или "митоза") в качестве прелюдии к делению: в этом процессе хроматин распадается на нити, которые делятся в продольном направлении, но ядерная стенка остается неповрежденной. Если инфузорию разделить на мелкие части, то выживать способны только те, которые обладают микроядром и фрагментом мегануклеуса. Мы увидим, какую важную роль микроядра играют в конъюгации - процессе, при котором

старые мегануклеусы полностью дезорганизуются и расщепляются, а их обломки удаляются или перевариваются.

The **Рот** у голосомовых обычно закрыт, открываясь только для проглатывания живых протист, которые являются их добычей. Обычно она открывается в **глотку** в форме воронки, укрепленную кольцом из прочных продольных прутьев, напоминающих рот ловушки для угря или кастрюли для омаров ("Реузенаппарат" немцев); иногда она выступает наружу. При *дистерии* стержни заменяются сложным расположением челюстных или зубовидных утолщений, которые еще не описаны должным образом. Выше мы отмечали сильное распространение адоральных трихоцист в этой группе.

У всех других инфузорий^[162] "рот" представляет собой постоянное углубление, выстланное удлинением пелликулы и содержащее реснички и одну или несколько волнистых мембран, а при наличии адоральных мембранелл - их продолжение. У некоторых видов, таких как *плевронема* (рис. 57), одна или две большие мембраны окаймляют рот справа и слева. У Peritrichaceae первая часть глотки называется "преддверием", поскольку в нее входят отверстия сократительной вакуоли или ее резервуара и заднего прохода. Глотка на своем нижнем конце (после исключительно долгого и извилистого хода у Peritrichaceae; рис. 51, 60) упирается в мягкую эндосарку, где частицы пищи скапливаются в округлую лепешку; она растет за счет накопления свежего материала, пока не переходит в эндосарку, которая смыкается за ней со своего рода наклоном. Вокруг гранулы выделяется жидкость, образующая пищевую вакуоль. Если поставляемый материал окрашен и нерастворим, например, индиго или кармин, вакуоли могут находиться в своего рода нерегулярной, прерывистой циркуляции по эндосуге, пока их остатки окончательно не будут выведены в виде фекалий через задний проход. Под микроскопом невозможно наблюдать более привлекательное зрелище, чем колония общественных колокольчатых животных (*Carchesium*) в подкрашенной воде - все это создает пищевые потоки, ярко проявляющиеся в бурных завихрениях пигментных гранул и ярко—синем или малиновом цвете пищевых вакуолей, все это в совокупности представляет собой наиболее привлекательную картину. Эренбергу казалось, что вакуоли соединены непрерывной трубкой, и он интерпретировал их как множество желудков, протянутых, так сказать, вдоль тонкой кишки; отсюда он назвал группу "Polygastrica".

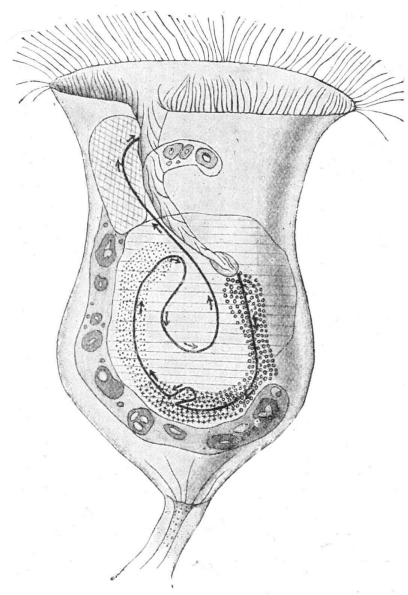


Рис. 51.—*Carchesium polypinum*. Схема пути, пройденного проглоченной пищей при переваривании и выведении экскрементов. Пища поступает через глотку и транспортируется вниз (небольшими кругами), где она накапливается в вогнутости сосискообразного мегануклеуса (последнее узнается по содержащимся в нем более темным телам). Некоторое время он остается здесь в состоянии покоя (маленькие крестики). Затем он проходит вверх по другой стороне (точки) и возвращается в середину ячейки, где подвергается растворению. Экскременты выводятся наружу через преддверие и устье клетки. Черная линия со стрелками указывает направление пути. (От Верворна, после Гринвуда.)

Мы обязаны мисс Гринвуд^[163] полным отчетом о формировании и изменениях пищевых вакуолей у *Carchesium polypinum*. Вакуоль неуклонно проходит вдоль эндодуги в течение определенного времени после своего внезапного попадания в нее, а затем переходит в фазу покоя. Немного позже содержимое вакуоли скапливается в центре вакуоли, где оно окружено зоной прозрачной жидкости; это происходит в углублении мегануклеуса, у этого вида имеющего подковообразную форму. Затем вакуоль медленно продвигается к перистоме, лежащей глубоко в эндосарке, и жидкость периферической зоны всасывается. В течение некоторого времени в самом пищевом материале не наблюдается никаких изменений: это стадия "хранения". В конце концов вокруг пищевого шарика снова образуется свежая зона жидкости, настоящая пищеварительная вакуоль, которая содержит пептический сок кислой реакции. Содержимое, насколько оно способно перевариваться, разжижается и исчезает. В конечном счете твердые частицы в их вакуоли достигают анальной области преддверия и проходят в нее, чтобы быть унесенными потоком пищи. Задний проход расположен на поперечном выступе примерно на треть ниже трубы, остальные две трети составляют истинную глотку.

Деление обычно поперечное; но у конических гетеротриховых оно наклонное, а у перитриховых - продольное. Это включает в себя перистому, из которых одна из двух сестер получает большую, другая - меньшую часть; каждая восстанавливает то, чего не хватает. Когда есть две сократительные вакуоли, как у *парамеции*, любая из сестер получает одну и должна сформировать другую; там, где есть канал или резервуар, разделенный при делении, расширение этого служит для образования новой вакуоли в той сестре, которая не сохраняет старую. В некоторых случаях деление настолько неравномерно, что носит характер почкования (*спирохона*). Мы описали выше (стр. ^[144]) взаимоотношения ядерного аппарата при делении.

Некоторые инфузории делятся только при инцистировании, и тогда деления идут в тесной последовательности, образуя выводок из четырех, редко больше. Это хорошо видно на примере обыкновенной *кольпиды cuscullus*. Однако в большинстве случаев к **замурованию** прибегают только как к средству защиты от засухи и т.д. Или для спокойного отдыха после полноценной еды (*Лакримария*).

Маурас^[164] провел очень полное исследование **жизненных циклов** инфузорий. Он выращивал их в обычных условиях для микроскопического исследования, *т.е.* на предметном стекле под тонкой стеклянной крышечкой, поддерживаемой щетинками, чтобы избежать давления, и хранил в специальной влажной камере; и исследовал их через равные промежутки времени.

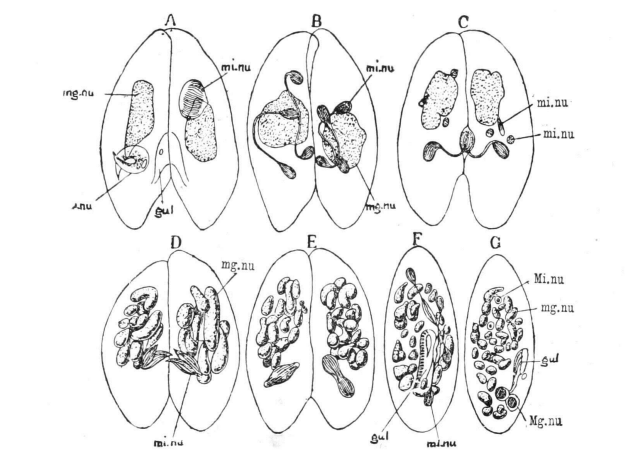


Рис. 52.—*Парамеция хвостатая*, стадии конъюгации. *gul*, пищевод; *mg.nu*, мегануклеус; *Mg.nu*, реконструированное мегануклеус; *mi.nu*, микроядро; *Mi.nu*, реконструированное микроядро; *o*, рот. (От Паркера и Хасвелла, в честь Хертвига.)

Животные собираются в той зоне, где условия аэрации наиболее подходящие, обычно у самого края укрытия, и при хорошем снабжении пищей ведут себя довольно вяло, не заплывают далеко, так что их легко изучить и подсчитать. При достаточном снабжении соответствующей пищей они подвергаются двойному делению с частыми интервалами, делясь до пяти раз в сутки при температуре 65-69 ° F. (*сцинтиллясная глаукома*), так что за этот период одна особь превратилась в потомство из 32 особей; но такой быстрый рост является исключительным. При минимальной и максимальной температуре размножение прекращается, оптимальная находится на полпути. Если запасы пищи прекращаются, инцистирование происходит у тех видов, которые способны к этому процессу; но когда происходит смешение представителей разных выводков одного и того же вида, с учетом ограничений, о которых мы узнаем позже, происходит конъюгация. В условиях исследований Маураса он обнаружил предел возможностям непрерывного деления, даже когда оно прерывается случайным инцистированием. Особи серии в конечном счете уменьшаются в размерах, их цилиарный аппарат уменьшается, а ядерный аппарат дегенерирует. Таким образом, конечные участники цикла деления демонстрируют прогрессирующий распад, особенно в ядерном аппарате, который Маурас метко сравнил с "дряхлостью" или "преклонным возрастом" у многоклеточных. Если при *своевременном* смешении выводков вызвать конъюгацию, этих старческих дегенераций не произойдет.^[165] У *Stylonychia mytilus* порождение существа после конъюгации умерло от старости после 336 делений; у *Leucophrys* после 660.

За исключением Peritrichaceae (стр. [151](#)), **спаривание** происходит между самками, сходными либо по общему характеру и размеру вида, либо уменьшенными в результате делений в быстрой последовательности, вызванных теми же условиями, что и при спаривании. Два партнера сближаются, лежа параллельно и соприкасаясь ротовыми поверхностями или боками (*стентор*), и таким образом частично сливаются; хотя прохождение цитоплазмы не наблюдается, вероятно, что происходит какой-то обмен или смешение.[\[166\]](#)

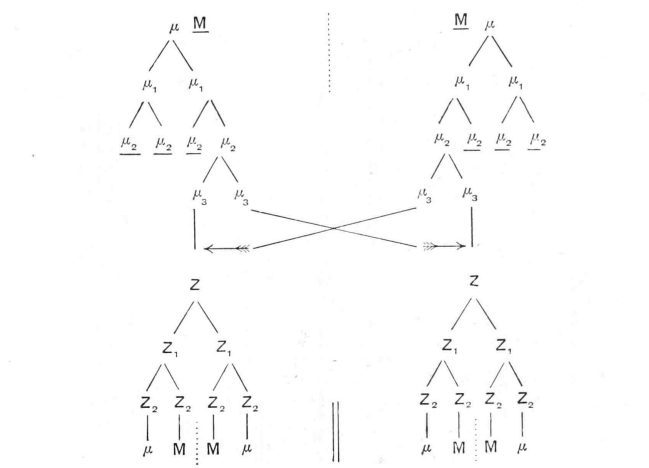


Рис. 53.—Схема конъюгации у *Colpidium colpoda*. Горизонтальная линия означает дегенерацию; параллельные вертикальные линии - разделение гамет; прерывистые линии (вверху) - границу между спаривающимися животными; (внизу) - первое деление; одиночная вертикальная линия - непрерывность или расширение. M, мегануклеус; μ , микроядро; Z, ядро зиготы.

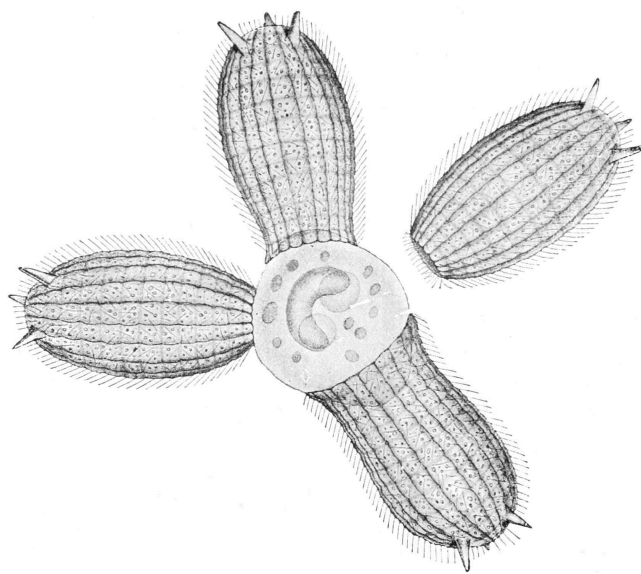


Рис. 54.—Четыре особи *Coleps hirtus* (Gymnostomaceae), копошащиеся вокруг и проглатывающие вортицеллу (?) (Из Verworn.)

Мегануклеус удлиняется, становится неравномерно сжатым и распадается на фрагменты, которые в конечном итоге выдавливаются или частично перевариваются. Микроядро увеличивается (рис. 52, А) и подвергается трем последовательным делениям, или, строго говоря, двум делениям с образованием четырех ядер, из которых одно подвергается только третьему. Остальные три ядра второго деления вырождаются подобно мегануклеусу.[\[167\]](#) Из двух микроядер этого последнего деления одно остается там, где оно есть, как

"стационарное" спаривающееся ядро, в то время как его сестра переходит как "мигрирующее" спаривающееся ядро в другое спаривающееся ядро и сливается с его стационарным спаривающимся ядром. Таким образом, у любого партнера образуется "ядро зиготы", или "ядро слияния". Все эти процессы происходят одновременно у двух партнеров; и мигрирующие ядра пересекают друг друга на мостике соединения двух партнеров (рис. 52, В). Каждый партнер теперь имеет свою исходную цитоплазму (с учетом приведенных выше оговорок), но его старый ядерный аппарат заменен слитым ядром. Это новое ядро подвергается повторным делениям; его потомки увеличиваются неравномерно, причем более крупные дифференцируются в мега-, а более мелкие - в микроядра. Теперь пары разделяются (рис. 52, F, G), и при первом (или последующем) делении каждого из них новые мега- и микроядра передаются потомству. *Colpidium colpoda* предлагает простейший случай, на котором мы основали нашу диаграмму, показывающую ядерные соотношения. Во время конъюгации ротовой аппарат часто атрофируется и регенерируется; а в некоторых случаях пелликула и ресничный аппарат также "перестраиваются".

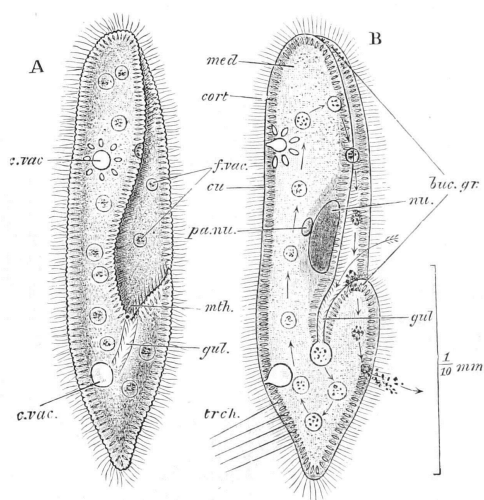


Рис. 55.—Парамеции хвостатые (Aspirotrichaceae). **А**, живое животное с брюшной стороны; **В**, то же самое в оптическом разрезе, стрелки показывают направление движения частиц пищи. *buc.gr*, Щечная бороздка; *cort*, кора головного мозга; *cu*, кутикула; *c.vac*, сократительная вакуоль; *f.vac*, пищевая вакуоль; *gul*, пищевод; *med*, продолговатый мозг; *mth*, рот; *nu*, мегануклеус; *ra.nu*, микроядро; *trch*, выделенные трихоцисты. (Из "Биологии.")

У Peritrichaceae пары неравные; нормальная клетка больше и является фиксированной; меньшая, подвижная, происходит от обычной особи путем деления выводка, которое происходит только при условиях, индуцирующих конъюгацию (рис. 60). Здесь, хотя и образуются две пары ядер, объединяются только мигрирующие ядра, а стационарные распадаются у обоих партнеров. Во время заключительных процессов спаривания меньшая пара всасывается в тело большей и, таким образом, играет там роль самца. Но этот процесс, хотя и является процессом истинно бинарного секса, явно происходит от особого типа равного реципрокного спаривания других инфузорий.

Почти все инфузории являются свободно плавающими животными, за исключением большинства Peritrichaceae и родов, которые мы сейчас приводим. *Фолликулина* образует сидячую трубку, открытую с обоих концов; а *Schizotricha socialis* обитает в открытых устьях ветвящегося студенистого трубчатого стебля, очевидно, выделяемого задним концом животного и разветвляющегося при каждом делении для получения продукта. Сходная с последней привычка характеризует *Maryna socialis*; все три вида являются морскими и были

описаны Грубером.^[168] *Стентор* обычно прикрепляется с помощью отростков, напоминающих псевдоподии, и часто образует студенистую оболочку.

Большинство олиготричных тинтинид обитают в свободных хитиновых пробах, часто красиво очерченных, как у *Dictyocystis*.

Многие роды паразитируют в пищеварительном канале различных многоклеточных, но ни один из них, по-видимому, не представляет серьезного вреда, за исключением *Ichthyophtheirus*, который вызывает эпидемию среди пресноводных рыб. Довольно своеобразная фауна обитает в брюхе жвачных животных. *Никтотерий* и *Балантидий* иногда обнаруживаются в пищеварительном тракте человека.^[169]

Голосомовые - хищные, питающиеся по большей части более мелкими инфузориями. Мы описали своеобразный характер рта и глотки у этой группы, а также кольчужную оболочку *Coleps* (рис. 54). *Локсофиллум* примечателен отсутствием ресничек с одной из сторон его уплощенного тела и пучками трихоцист, усеивающими его спинной край через равные промежутки времени. *Актиноболус* имеет многочисленные щупальца, выступающие и втягивающиеся, каждое из которых несет на конце пучок трихоцист, которые служат для парализации такой активной добычи, как халтерия. У *Илеонемы* есть одно щупальце, нависающее надо ртом; а у *мезодиниума* вокруг него четыре коротких присоскоподобных выступа.^[170] На нем всего два пояса ресничек, которые толстые и напоминают тонко заостренные перистальтики. У *дистерии* реснички расположены исключительно вентрально, а на обнаженной спинной поверхности их пленочка уплотнена в двустворчатую раковину; задний подвижный отросток ("ножка") и сложная глоточная арматура добавляют исключительных признаков роду.

Aspirotrichaceae хорошо известны каждому изучающему "Элементарную биологию" по "типу" *Paramecium* (рис. 55), столь часто встречающемуся в настойках, особенно когда они содержат немного животного вещества. *P. bursaria* часто содержит в своей эндосарке зеленого симбиотического жгутиконосца *Зоохлореллу*. *Colpoda cucullus*, очень часто встречающаяся в овощных настоях, обычно делится только во время инкапсуляции и образует выводок из четырех особей. *Куколочная плевронема* (рис. 57) примечательна своей привычкой подолгу лежать на боку и огромной волнистой перепонкой, образующей губу слева от рта; у *глаукомы* их две, правая и левая.

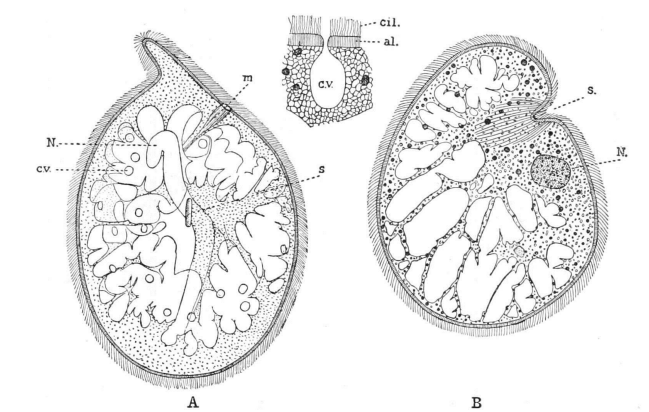


Рис. 56.—Яйцеклетка трахелиуса. **А**, общий вид; **В**, разрез через присоску; **С**, разрез через сократительную вакуоль и ее пору выделения. *al*, альвеолярный слой эктоплазмы; *cil*, реснички; *c.v.*, сократительная вакуоль; *t*, рот; *N*, мегануклеус; *s*, присоска, от которой отходят втягивающиеся мионемы. (В честь Клары Гамбургер.)

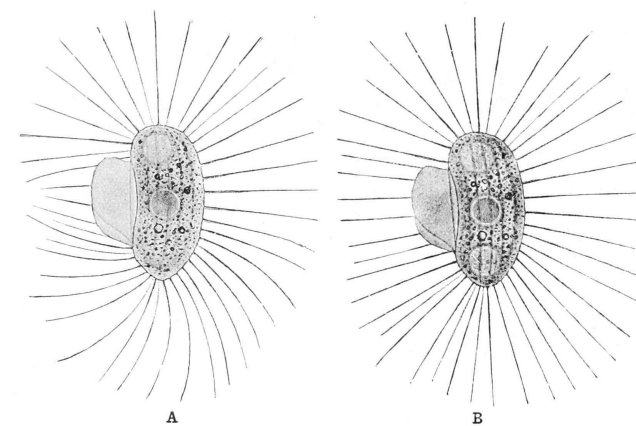


Рис. 57.—Куколка Плевронема (Aspirotrichaceae). **А**, невозмутимый, спокойно лежащий; **Б**, возбужденный в момент выпрыгивания движением своих ресничек. (Из Verworn.)

Heterotrichaceae представляют собой очень примечательные формы. *Спиростома* почти цилиндрическая и, будучи очень гигантской, может достигать длины 4 мм. (1/6 дюйма). *Стентор* может прикрепляться своим задним концом, который затем тонко сужается и удлинняется на несколько псевдоподий; его тело имеет форму трубы, со спиральной перистой, образующей спираль вокруг его широкого конца и ведущей с левой стороны в рот. Многие виды при прикреплении выделяют студенистую оболочку или трубку. *S. polymorphus* часто окрашивается в зеленый цвет зоохлореллой (стр. 125); *S. coeruleus*^[171] и *S. igneus* обязаны своими названиями блестящему пигменту, синему или алому, осаждающемуся в гранулах в линиях между заметными продольными мионемами. Из-за их большого размера и удлинненного мегануклеуса, сопровождаемого многочисленными микроядрами, эти два рода часто использовались для экспериментов по регенерации. У *Metopus sigmoides* перистомиальная область образует купол над венцом мембранелл; а у *M. pyriformis* она настолько велика, что образует большую часть клетки, которая имеет форму волчка, сужающегося сзади к острию. *Caenomorpha* (рис. 58) имеет ту же общую форму, с хвостом, похожим на колышек, и обладает поясом перистых усиков.^[172] Обратное наблюдается у *Bursaria*; ячейка представляет собой полуэллипс, что-то вроде обычного двойного кисета для табака в закрытом состоянии: таким образом, глубокое углубление занимает всю брюшную поверхность и открывается широкой щелью, проходящей вдоль переднего конца. Перистомиальная область занимает дорсальную сторону образовавшегося таким образом кармана, а рот находится в заднем левом углу. *Blepharisma* sp. паразитирует в гелиозоне *Raphidiophrys viridis* (рис. 20, 1, стр. 74).

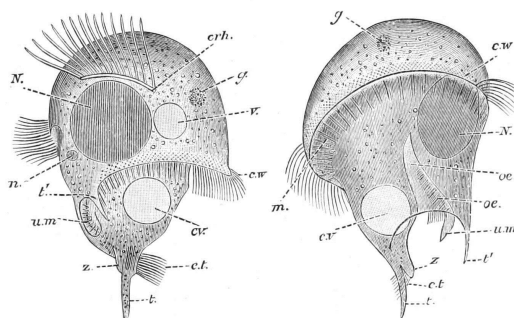


Рис. 58.—*Caenomorpha uniserialis*. *crh*, Зона цирритов; *c.t*, реснички хвоста; *c.v*, сократительная вакуоль; *c.w*, ресничная венка; *g*, зернистый агрегат; *m*, зона мембранелл; *N*, мегануклеус; *n*, микроядро; *oe*, глотка; *t*, хвостовая ость; *t₁*, аксессуар позвоночник; *u.m.*, волнистая мембрана; *v*, вакуоль; *z*, прекаудальный отросток. (Вслед за Левандером.)

Среди Oligotrichaceae, *Halteria*, распространенная среди обломков на дне водоемов в лесах с опавшими листьями, примечательна экваториальным поясом из очень длинных тонких щетинок, и своими быстрыми беспорядочными движениями, чередующимися с грациозным парением, подобным птичьему. Тинтиниды в основном морские, пелагические, с общим видом бесстебельных *вортицелл*; у некоторых есть решетчатый хитиновый панцирь.^[173]

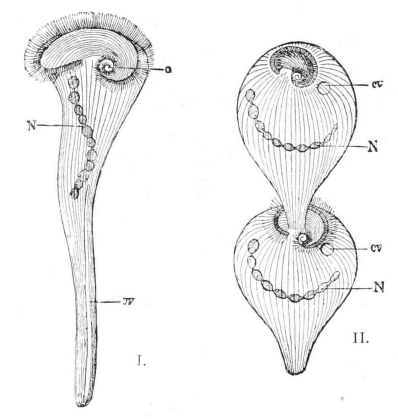


Рис. 59.—Полиморфный стент. I, молодая особь прикреплена, расширена; II, взрослая особь в стадии деления, сокращена; *cv* в I, афферентный канал сократительной вакуоли; во II, сократительная вакуоль; *N*, мониформное мегануклеус (микроядра опущены); *o*, рот; тонкие линии - фибриллы мионемы. (Из Verworn.)

Среди Peritrichaceae *вортицеллы* (рис. 60) и их союзники давно известны каждому, кто изучает жизнь в прудах, как животные-колокольчики. Тело действительно имеет форму перевернутого колокольчика, закрытого во рту "перистомом", или ротовым диском; это короткий перевернутый усеченный конус, расположенный наклонно так, что его широкое основание едва выступает с одной стороны, но высоко наклонено с другой; край колокольчика вывернут в виде бортика или "воротничка", отделенного от диска глубоким желобом. Ошейник, обычно вывернутый или даже загнутый вниз, сжимается над втянутым диском, когда животное втягивается (E^2), что вызвано любым видом удара, или когда оно свободно плавает назад. Для последней цели вокруг заднего конца колокольчика развивается заднее кольцо ресничек (или, скорее, мембранелл) (A , cr , E^3). Реснички адорального венка очень прочные, соединенные у основания в сплошную мембрану, и действительно, сами по себе обладают сложной природой мембранелл. Венок образует более одного витка правой спирали, самый внутренний виток резко заканчивается на диске, внешний ведет вниз в рот в точке, где диск наиболее наклонен и борозда самая глубокая.^[174] Глотка (p) длинная и содержит волнообразную мембрану (*u.m*) на внутренней стороне, выступающую через рот, и многочисленные реснички; она ведет глубоко в тело (p). Первая часть называется "преддверием" (v), поскольку в нее открываются задний проход и сократительная вакуоль (*c.v*), последняя иногда открывается резервуаром (r). Тело содержит в эктоплазме мионему-фибриллы, которые своим сокращением вытягивают диск, и в то же время кольцевые фибриллы закрывают над ним перистому. У рода *туре* пелликула продолжается в длинный, тонкий эластичный стебель (s), продольные фибриллы эктоплазмы мионемы которого сходятся к стеблю и продолжают в нем в виде спирально

извивающегося волокна, иногда поперечно исчерченного.^[175] Результатом этого сокращения является вытягивание стебля в спиралевидную спираль (наподобие спиральной пружины), с линией введения мышцы вдоль внутренней стороны витков, которая, конечно, самая короткая. путь от одного конца к другому (рис. 60, Б).

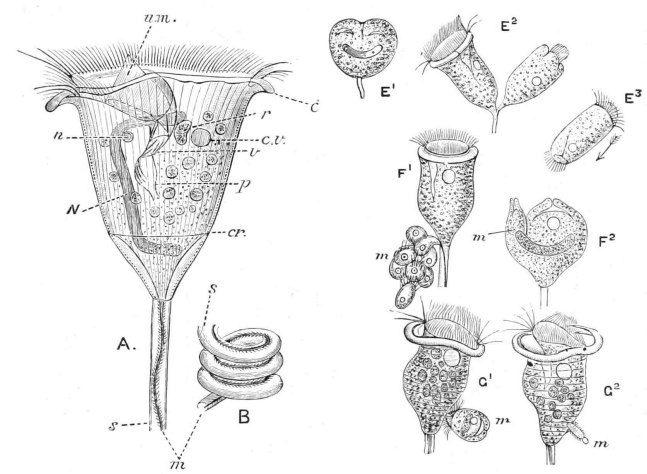


Рис. 60.—*Вортицелла*. **A**, расширен; **B**, ножка в сокращении; *c*, выворачиваемая шейка под перистомом; *сг*, линия заднего ресничного кольца; *с.в*, сократительная вакуоль; *т*, мышца ножки; *N*, мегануклеус; *n*, микроядро; *p*, глотка; *r*, резервуар сократительной вакуоли; *s*, трубчатая ножка; *и.т*, волнистая мембрана в преддверии; *v*, задний конец преддверия. **E**¹, **E**², две стадии бинарного деления; **E**³, свободный зооид с задней венкой; **F**¹, **F**² деление на мега- и микрозоиды (*m*); **G**¹, **G**², конъюгация; *m*, микрозоид. (Модифицировано Бютчли, Паркером и Хасвеллом.)

Представители семейства Vorticellidae очень часто прикрепляются к сорнякам или различным водным многоклеточным организмам, причем каждый вид более или менее ограничен в своих ареалах обитания. *Vorticella*, этот тип, поодиночке прикрепляется к сократительному стеблю; деление происходит в вертикальной плоскости, и одна из двух образовавшихся таким образом особей сохраняет первоначальный стебель, в то время как другая отплывает (рис. 60, Е¹-Е³), часто поселяясь поблизости, так что особи встречаются в больших социальных скоплениях, бок о бок, окаймляя водоросли с ореолом, видимым невооруженным глазом, который исчезает при волнении из-за внезапного сокращения всех стеблей. *Carchesium* и *Zoothamnium* отличаются от *Vorticella* тем фактом, что одна дочерняя клетка остается прикрепленной стеблем, отходящим немного ниже тела другой, так что образуются большие ветвящиеся колонии.

У *Carchesium* (рис. 51) мышечные нити каждой клетки отдельные, в то время как у *Zoothamnium* они непрерывны по всей колонии. *Эвистилис* имеет твердый, ригидный стебель и может давать начало ветвящимся колониям, которые часто поражают тело водяных блох (Copepoda) рода *Cyclops*. *Opercularia* характеризуется глубиной желобка, высотой манжеты и сужающимся книзу удлинненным диском. *Вагиникола*, *Пиксикола*, *Котурния*, *Сцифидии* - все они обитают в трубках, некоторые из них чрезвычайно изящны. *Ophrydium* - колониальная форма, обитающая в прудах и канавах, напоминающая *Opercularia*, но обитающая в трубочках из желе^[176], которые своими внешними стенками сливаются в большую плавающую сферу; обычно она содержит зеленую симбиотическую жгутиковидную *Зоохлореллу*. *Триходина* свободная, короткая и цилиндрическая, с постоянно открытыми обоими венками, снабжена кольцом крючков внутри аборального венка. Он часто паразитирует или, возможно, скорее эпизоотически протекает на поверхности *гидры* (см. стр. 254), скользя по ее телу^[177] грациозным вальсирующим движением; это происходит также в мочевом пузыре и мочеполовых путях тритонов и даже в полости их тела и почках.

II. SUCTORIA = ЩУПАЛЬЦЕОБРАЗНЫЕ

Инфузории с ресничками только в молодом состоянии,^[178] без рта или заднего прохода, но поглощающие пищу (обычно живых инфузорий) одним или несколькими щупальцами, перфорированными на вершине; в основном прикрепленные, часто эпизоотические, редко паразитирующие внутри других простейших.

Ацинета, Эрб. (Рис. 61, 2); *Amoebophrya*, Коппен; *Choanophrya*, Хартог (рис. 62); *Dendrocometes*, St. (рис. 61, 4); *Dendrosoma*, Ehrb. (Рис. 61, 9); *Endosphaera*, Engelm.; *Ephelota*, Str. Wright (рис. 61, 5, 8); *Hypocoma*, Gruber; *Ophryodendron*, Cl. и L. (рис. 61, 7); *Podophrya*, Ehrb. (Рис. 61, 1); *Rhyncheta*, Zenker (рис. 61, 3); *Sphaerophrya*, Cl. и L. (рис. 61, 6), *Suctorella*, Frenzel; *Tokophrya*, Bütschli.

Эта группа, несмотря на внешнее сходство с Heliozoa, демонстрирует близкое родство с инфузориями; ядерный аппарат обычно двойной, хотя микроядро видно не всегда; молодые особи всегда инфузориализованы, и способ конъюгации идентичен во всех изученных до сих пор случаях. Большинство родов прикреплены хитиновым стеблем (рис. 61), продолжающимся в *ацинете* в чашечку или "теку", окружающую клетку. Пленка плотная, часто мелко шероховатая или "фрезерованная" в оптическом разрезе тонкими радиальными отростками, будь то поверхностные стержни или выражение сходящихся краев радиальных альвеол, пока неясно. Пелликула плотно охватывает эктосарку, продолжается вниз в трубчатую оболочку, от основания которой поднимается щупальце, и вверх, чтобы вложить щупальце, и даже продолжается в его полость у *Choanophrya*, единственного рода, у которого щупальца достаточно большие для удовлетворительной демонстрации. Эти органы могут быть одним или несколькими и сильно различаться по характеру. Они могут быть (1) заостренными для хватания, прокола и всасывания (*Ephelota*, рис. 61, 5); (2) почти цилиндрическими, со слегка "расширенной" усеченной вершиной (*Podophrya*, рис. 61, 1а); (3) нитевидными с концевым бугорком; (4) "головчатыми" (*Acineta*, рис. 61, 2); (5) тупо усеченными и способными отвести в широкую воронку для всасывания пищи^[179] (*Хоанофрия*, рис. 62; *Ринхета*, рис. 61, 3). Их движения тоже разнообразны, включая вытягивание и выпячивание, а также степень сгибания, которая достигает максимума у *ринхеты* (рис. 61, 3), чье щупальце столь же свободно подвижно, каким мог бы быть хобот слона, будь он таким же тонким пропорционально своей длине. Они продолжают в теле и у *хоанофрии* могут простираются прямо через него. У *тролля* *Podophrya* пелликула поднимается в коническую трубку у основания щупальца, которая полностью вытягивается через нее вместе с добычей при глотании. У *дендрокомет*, *дендросомы* и *офриодендрона* (рис. 61, 4, 9, 7) щупальца возникают из выростов тела клетки.

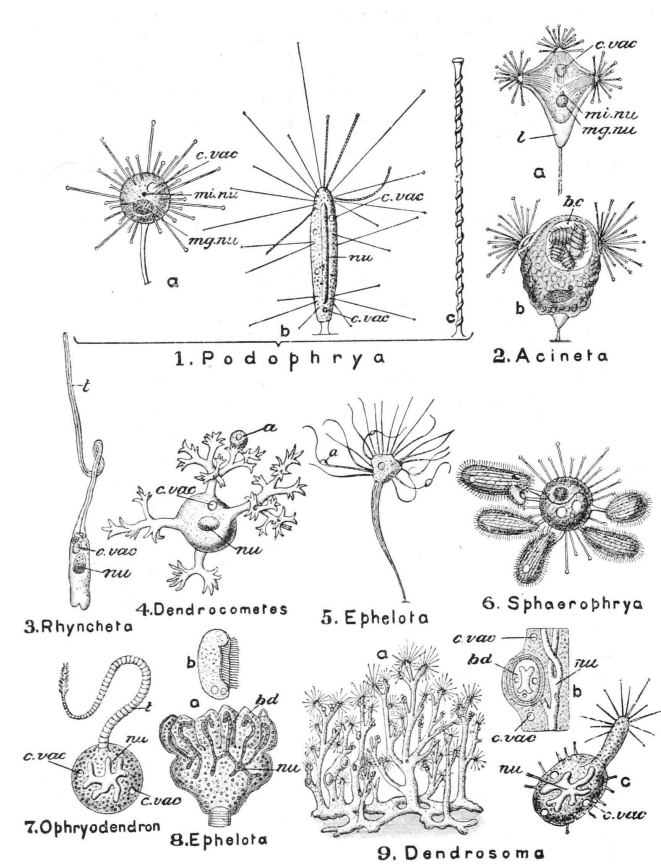


Рис. 61.— Различные формы Suctoria. 1, *a* и *b*, два вида *Podophrya*; *c*, щупальце сильно увеличено; 2, *a*, *Acineta jolyi*; 2, *b*, *A. tuberosa*, с четырьмя реснитчатыми почками; на рис. 6 животное захватило несколько мелких инфузорий; 8, *a*, особь, размножающаяся почкованием; 8, *b*, свободная реснитчатая почка; 9, *a*, вся колония; 9, *b*, часть стебля; 9, *c*, освобожденная почка. *a*, организм, захваченный в пищу; *b.c*, выводковая полость; *bd*, почка; *c.vac*, сократительная вакуоль; *l*, тест; *mg.nu*, мегануклеус; *mi.nu*, микроядро; *nu*, ядро; *t*, щупальце. (От Паркера и Хасвелла, в честь Бютчли и Сэвилла Кента.)

Механизм всасывания сомнителен; но, судя по тому, как частицы с небольшого расстояния попадают в открытые воронки хоанофрии, это может быть результатом повышения осмотического давления. Внешняя оболочка щупалец отмечена спиральным сужением, [\[180\]](#) которое может распространяться на часть, входящую в оболочку. Эндосарка богата маслянистыми каплями, часто окрашенными, и белковыми гранулами, которые иногда так легко впитывают пятна, что их называли "тинктиновыми телами". Обычно она содержит по крайней мере одну сократительную вакуоль.

У *дендрокомет* (и, возможно, других) вся клетка может стать реснитчатой, отделиться и уплыть; это происходит, когда ее хозяин (*Gammarus*) сбрасывает кутикулу.

При делении или почковании мы должны различать множество способов. (1) В простейшем случае после деления ядерного аппарата клетка делится поперечно; дистальная половина обрастает ресничками и уплывает, чтобы прикрепиться в другом месте, в то время как проксимальная остается прикрепленной. Щупальца ранее исчезли и должны быть сформированы заново у обоих. (2) Чаше всего деление переходит в почкование на дистальной стороне; своего рода борозда углубляется вокруг центрального выступа, который становится реснитчатой личинкой (рис. 62, *em*); щупальца "родительницы" сохраняются. Этот процесс переходит в (3) "внутреннее почкование", где крошечная ямка

ведет в полость в форме бутылки.^[181] (4) Оять же, почкование может быть множественным, мегануклеус выпускает ветвь для каждой почки, в то время как микроядро путем последовательных делений обеспечивает необходимый запас. *Sphaerophrya* (рис. 61, 6) и *Endosphaera* размножаются путем деления внутри своих инфузорийных хозяев, и Стейн действительно описал их как стадии жизненного цикла. Конъюгация того же типа, что и у большинства инфузорий, была полностью разработана только у *Dendrocometes* Хиксоном,^[182] который обнаружил, что мегануклеусы (хотя и обреченные на дезорганизацию) на короткое время конъюгируются по коммуникационному мосту перед реципрокным конъюгированием микроядер.

Мы упомянули об эндопаразитизме двух родов. *Амебофрия* обитает в нескольких акантометридах и в аберрантной радиолярии *Sticholonche* (см. стр. 86). Прикрепленные виды некоторые из них индифферентны к своей основе; другие встречаются только на водорослях или, оять же, только эпизоотически на особых многоклеточных хозяевах или даже на особых их частях. Таким образом, *ринхета* встречается только на соединениях грудных конечностей *циклопа*, а *хоанофрия* на брюшной поверхности его головы и прилегающих придатках.

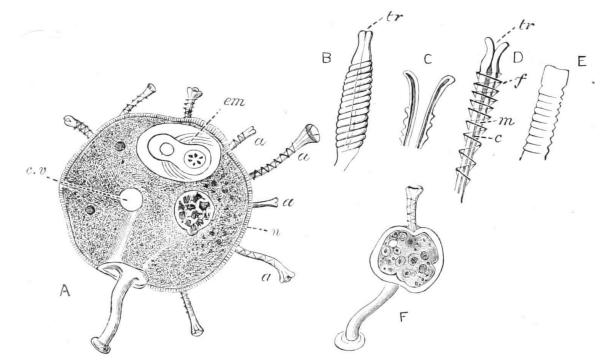


Рис. 62.—*Choanophrya infundibulifera*. **A**, взрослый; **B-D**, щупальца в действии на различных стадиях; **E**, щупальце в состоянии покоя; **F**, молодые, только что устроившиеся, *a, a, a*, щупальца на различных стадиях активности; *c*, центральная полость; *c.v*, сократительная вакуоль; *em*, реснитчатый эмбрион с сократительной вакуолью и ядром; *f*, спиральный гребень; *m*, мышечная стенка воронки; *n*, ядро; *tr*, отверстие воронки. (**A-D, F**, изменено после Зенкера; **E**, оригинал.)

Своими знаниями об этой группе мы обязаны классическим работам Эренберга, Клапареда и Лахмана, Штайна, Р. Хертвига и Бютчли. Пластика пролила много света на *дендрокометы*, и Хиксон изучил ее сопряженность. Ишикава^[183] использовал современные гистологические методы для цитологического исследования *Ephelota bütschliana*. Рене Санд написал полезную, но неравноправную и не всегда заслуживающую доверия монографию,^[184] содержащую подробную библиографию.

ПОРИФЕРЫ (ГУБКИ)

ГЛАВА VII

ПОРИФЕРЫ (ГУБКИ)^[185]

ВВЕДЕНИЕ—ИСТОРИЯ—ОПИСАНИЕ *HALICHONDRIA PANICEA* КАК ПРИМЕРА БРИТАНСКИХ МОРСКИХ ГУБОК И *EPHYDATIA FLUVIATILIS* ИЗ ПРЕСНОЙ ВОДЫ—ОПРЕДЕЛЕНИЕ—ПОЛОЖЕНИЕ В ЖИВОТНОМ МИРЕ.

Губки занимают, возможно, более изолированное положение, чем любой другой тип животных. Они не только являются низшей группой многоклеточных животных, но и лишены многоклеточных родственников. Все они водные и — за исключением нескольких родов, обитающих в пресной воде, — морские, обитающие на всех глубинах от отметок прилива до огромных пропастей океана. Их существование зависит от тока воды, который циркулирует по их телу благодаря активности определенных жгутиковых клеток. Этот поток содержит их пищу, он является их средством дыхания и уносит с собой неорганические вещества. Следовательно, губки не могут переносить недостатка насыщенной кислородом воды, за исключением кратковременных периодов, и только самые выносливые обитают в регионах, где ее поступление прерывистое, например, между отметками прилива. Это также делает бесполезными попытки хранить образцы в резервуарах, если воду часто не обновлять.

Внешний вид губок имеет исключительно широкий диапазон, так что новичку трудно дать какое-либо четкое представление о том, чего ему следует ожидать при поиске этих животных. Такое разнообразие отчасти объясняется отсутствием органов достаточного размера, чтобы определять форму целого или ограничивать его вариативность, то есть отдельные органы на порядок уступают по размеру всему телу. Животные неподвижны или свободно лежат на морском дне; ни в коем случае нет органов передвижения, и опять же нет органов чувств, нет отдельных половых органов и, как правило, нет различия между осевыми и боковыми органами. Именно по этим отрицательным персонажам коллекционер может легко узнать губку.

История.— Таким образом, губки уникальны по многим своим признакам; и они представляют множество проблем для решения, как представляющих особый, так и общий интерес, они широко распространены во времени и пространстве и включают множество форм. Поэтому вызывает немалое удивление тот факт, что они страдали от длительного пренебрежения, даже их животная природа проявилась совсем недавно. Хотя губки были известны натуралистам со времен Аристотеля, они были оставлены современным работникам в наследство от девственной почвы: она принесла им богатый урожай и еще далека от истощения.

Знакомая всем губка для ванной, естественно, была самым ранним известным представителем этого типа. Он удостоен упоминания в *"Илиаде"* и в *"Одиссее"*, а Гомер, выбрав прилагательное "дырявый", πολύτρητος, проявляет по меньшей мере столько же наблюдательности, сколько многие натуралисты шестнадцатого и семнадцатого веков.

Аристотель основывал свои представления о губках исключительно на характеристиках губки для ванны и ее ближайших союзников, поскольку это были единственные известные ему виды. Со свойственной ему проницательностью он пришел к выводу, что губки - это животные, хотя и имеющие некоторое сходство с растениями.

Описания губок после Аристотеля не представляли особого научного интереса вплоть до прошлого столетия. Несомненно, отчасти это связано с отсутствием органов, которые допускали бы вскрытие, и вытекающей из этого необходимостью более тонких методов исследования. Подобно другим прикрепленным формам, губки были растениями или животными, как заблагорассудится воображению автора, а иногда они были "растительными животными" или зоофитами: те, кто считал их животными, часто разделялись между собой относительно того, были ли они "полипозными" или "аполипозными". Мнение, которое несколько трудно классифицировать, принадлежало доктору Неемии Гроу,^[186] который говорит: "Ни одна губка не имеет Древесных волокон, но полностью состоит из тех, которые составляют сердцевину и все сердцевинные части Растения, ... Так что Губка, вместо того чтобы быть зоофитом, является всего лишь половиной Растения".

Губки фигурируют в травах рядом с морскими водорослями и грибами, и Жерард говорит:^[187] "На камнях у самого моря растет определенное вещество, образованное из пены моря, которую мы называем Пряжками ... сколь угодно пространный разговор об этом не принес бы читателю особой пользы ... их использование так хорошо известно. " Примерно в середине восемнадцатого века авторы, особенно Пейссоннель, предположили, что губки - это всего лишь домики червей, которые строят их так же, как пчела или оса строят гнезда и ячейки. Это было опровергнуто Эллисом в 1765 году,^[188] когда он указал, что губка не может быть мертвой структурой, поскольку она дает доказательство жизни, "всасывая и выбрасывая воду". Таким образом, Эллису принадлежит заслуга первого описания, хотя и несовершенного, течения, создаваемого губками. Он упоминает, что граф Марсигли^[189] уже делал несколько аналогичные наблюдения.

Только в 1825 году внимание снова обратилось к течению, когда Роберт Грант подошел к группе по-настоящему научным образом и получил умелую поддержку Либеркюна. Было бы невозможно воздать должное Гранту в кратком резюме, которым мы должны ограничиться. Наиболее важным из его вкладов стало открытие, что вода попадает в губку через маленькие отверстия, разбросанные по поверхности, и покидает ее через определенные отверстия большего размера, всегда следуя фиксированному маршруту. Он провел несколько грубых экспериментов, чтобы оценить приблизительную силу тока, и, хотя ему не удалось обнаружить его причину, он предположил, что это, вероятно, связано с действием цилиарной системы. Предложение Гранта было впоследствии обосновано Дюжарденом (1838), Картером (1847), Доби (1852) и Либеркюном (1857). Этим пятерым удалось доказать притязания губок на место в животном царстве, претензии, которые были еще более подтверждены, когда Джеймс-Кларк^[190] обнаружил наличие протоплазматического воротничка жгутиковых клеток (см. стр. 171, 176). Теперь требовались данные, на основе которых можно было бы составить мнение о положении губок в животном мире. В 1878 году Шульце^[191] представил ценные эмбриологические факты в описании, согласующемся с более ранним описанием Мечникова, личинки амфибластулы (стр. 226) и ее метаморфозов. Затем Бютчли^[192] (1884) и Соллас^[193] на основе объединенных морфологических и эмбриологических данных (1884) пришли к выводу, что губки были далеки от всех многоклеточных, демонстрируя связи только с простейшими

хоанофлагеллятами (стр. [121](#)). Точные эмбриологические работы Мааса, Минчина и Делажа многое доказали, но следует признать, что единому мнению относительно точного положения типа еще не достигнуто, а некоторые авторитеты, такие как Геккель, Шульце и Маас, все еще желают включить губок в состав многоклеточных.

В этой короткой истории мы были вынуждены сослаться только на работу, непосредственно помогающую решить проблему природы губки, поэтому отсутствуют многие названия, которые мы хотели бы упомянуть.

Галихондрия метельчатая.

Одна из самых распространенных британских губок, которую можно найти практически на любом из наших пляжей и которая также имеет космополитическое распространение, известна под неуклюжим популярным названием "бисквитная крошка", намекающим на ее консистенцию; или под вышеприведенным техническим названием, в котором может быть обнаружен еще более серьезный недостаток.^[194]

По своей внешней форме *H. panicea* представляет собой превосходный пример особенности, распространенной среди губок. Его внешний вид меняется в зависимости от положения, в котором он жил. Фактически, Бауэрбанк отмечает, что у него нет определенной формы. Он может расти пластами различной толщины, тесно прикрепленными к скале, когда она "покрывается коркой", или он часто массивный и свободно лежит на морском дне; опять же, он может быть фистулярным, состоящим из одной длинной трубки, или он может быть похожим на гребень, очевидно, в данном случае состоящий из ряда длинных трубок, сросшихся с боков. В этой последней форме его раньше называли "губкой из петушиного гребня", поскольку его относили к отдельному виду.

Участник торгов предложил называть различные формы одного и того же вида "метампами" этого вида. Рисунки метампов *H. panicea* можно найти в полезной монографии Бауэрбанка.^[195]

Окраска этого вида столь же непостоянна, как и его форма, варьируя от зеленого до светло-коричневого и оранжевого. Из спектроскопической работы Макманн делает вывод, что *H. panicea* содержит по меньшей мере три пигмента: хлорофилл, липохром и гистогематин.^[196] Липохромы варьируются от красного до желтого, хлорофилл всегда связан с одним или несколькими из них. Гистогематин - дыхательный пигмент. До сих пор не было представлено доказательств того, что хлорофилл присущ губке и не содержится в симбиотических водорослях.

Несмотря на все это непостоянство, *H. panicea* является одним из наиболее легко определяемых видов. Необходимо высушить лишь небольшой фрагмент, включая верхнюю поверхность; тогда на этой поверхности видна красивая структура, похожая на пчелиные соты, а у британских губок это свойство свойственно данному виду (Бауэрбанк). Какой бы ни была форма губки, снаружи всегда присутствует одно или несколько больших округлых отверстий; это "оскула". В инкрустирующей метампе ушные раковины находятся на одном уровне с общей поверхностью, в то время как в других случаях они приподняты на конических выступах; у образцов с фистулезом ушные раковины расположены на дистальном конце, а у петушиного гребня они расположены в ряд вдоль верхнего края. Гораздо более многочисленными, чем ушные раковины, являются отверстия меньшего размера, разбросанные по общей поверхности губки и известные как "остии".

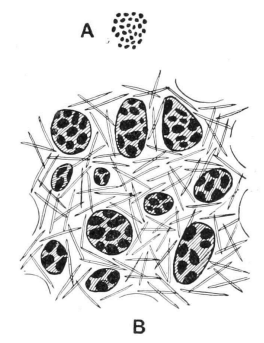


Рис. 63.— Часть поверхности *H. panicea* из высушенного образца. А, натуральный размер; В, увеличенный. Большие затененные участки - это остия.

Если губку поместить в неглубокую стеклянную посуду с морской водой, назначение отверстий можно разглядеть невооруженным глазом, особенно если в воду добавить немного толченого мела или кармина. Если образец был собран после того, как отступающий прилив на некоторое время оставил его открытым, в этом добавлении нет необходимости, поскольку, как только он погружается в воду, его течение сильно вырывается вперед и становится видимым благодаря частицам детрита, которые скопились внутри за период воздействия и последующей приостановки деятельности. Затем устья служат для выхода потоков воды, несущих частицы твердого вещества, в то время как вход воды осуществляется через устье.

Разрезы показывают, что устья ведут в пространства под тонким поверхностным слоем или "кожной мембраной"; они продолжаются вниз, в более глубокие части губки, в виде "впадающих каналов", неправильных извилистых проходов с просветом, постоянно уменьшающимся по мере их опускания. Все они рано или поздно открываются многочисленными мелкими порами — "прозопилами" - в определенные субсферические мешочки, называемые жгутиковыми камерами. Каждая камера выходит через одно широкое

отверстие — "апопил" - в "отводящий канал". Этот последний отличается от впадающего канала только различием в способе сообщения с камерами.

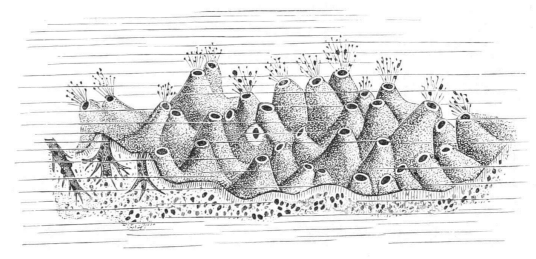


Рис. 64.—*H. panicea*: стрелки указывают направление тока, которое становится видимым благодаря цветным частицам.

(После Гранта.)

Подводящие каналы доставляют в osculum воду, прошедшую через остии и камеры. Все периферические части губки, в которых отсутствуют камеры, называются "эктосомой", в то время как области, несущие камеры, называются "хоаносомой".

Своеобразная консистенция хлебного мякиша обусловлена природой скелета, который сформирован из неправильных пучков и нитей мельчайших игл или спикул, состоящих из гидрата кремнезема, вещества, знакомого нам в другой форме как опал: они прозрачны, как стекло. Они в большом изобилии рассеяны по тканям.

Классы клеточных элементов в губке следующие: Уплотненные клетки, называемые "пинакоцитами", покрывают все свободные поверхности, то есть внешнюю поверхность и стенки направляющих и впадающих каналов. Жгутиковые камеры выстланы "хоаноцитами" (см. рис. 70, стр. [176](#)); это клетки, снабженные на своем внутреннем конце жгутиком и окружающим его воротничком. Они напоминают особей подкласса простейших Choanoflagellata, и это сходство тем более примечательно, что неизвестно ни о каких других организмах, обладающих такими клетками. Взятые вместе, хоаноциты составляют "желудочный слой", и они являются активными элементами в производстве тока. Ткань, окружающая камеры, расположенные таким образом между отводящим и впадающим каналами, состоит из студенистого матрикса, колонизированного клетками, взятыми из двух различных источников. Во-первых, он содержит клетки, которые имеют общее происхождение с пинакоцитами и которые вместе с ними составляют "кожный слой"; это "колленциты" и "склеробласты"; во-вторых, он содержит "археоциты", клетки независимого происхождения.

Колленциты представляют собой клетки с прозрачной протоплазмой и нитевидными псевдоподиальными отростками; они различаются как звездчатые или биполярные, в зависимости от того, много этих отростков или только два. Склеробласты, или спикулярные клетки, сначала округлые, но по мере роста выделяемой ими спикулы становятся удлинненными и, следовательно, при полном росте становятся веретенообразными.

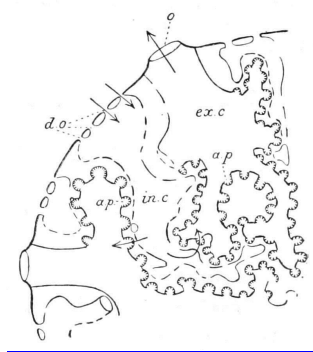


Рис. 65.—Схематический разрез кремнистой губки. *a.p.*, Апопил; *d.o.*, кожные устья; *ex.c.*, отводящий канал, или канал выдоха; *in.c.*, вводящий канал; *o.*, osculum. (Изменено Уилсоном.)

Каждая спикула состоит из органической нитевидной оси или аксиального волокна, вокруг которого склеробласт последовательно осаждает оболочки из гидрата кремнезема. По большей длине спикулы оболочки цилиндрические, но на каждом конце они сужаются к острию. Аксиальный канал, в котором находится аксиальное волокно, открыт с обоих концов, и волокно является непрерывным в этих двух точках с органической оболочкой, которая покрывает всю спикулу. Из этой структуры мы можем заключить, что спикула растет с обоих концов — *m.e.* Она растет в двух противоположных направлениях вдоль одной линии — она имеет два луча, лежащих на одной оси, и относится к одноосным диаксиальным спикулам. Заостренный с обоих концов, он получил специальное название *охеа*. Слоистость спикулы становится гораздо более отчетливой при нагревании или обработке едким поташем.^[197]

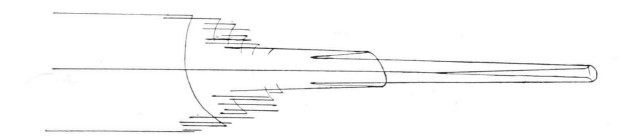


Рис. 66.— Отрезанный конец отрезка кремнистой спикулы из *Hyalonema sieboldii*, с пластинчатой структурой, выявленной раствором. $\times 104$. (В честь Солласа.)

Археocyты представляют собой округлые амебоидные клетки, рано выделяющиеся у личинки; они представляют собой практически недифференцированные бластомеры. Некоторые из них становятся репродуктивными элементами и, таким образом, представляют собой хороший пример "непрерывности зародышевой плазмы", другие, вероятно, выполняют выделительные функции.^[198]

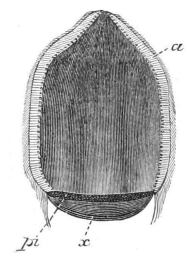


Рис. 67.— Свободно плавающая личинка *Gellius varius*, в оптическом разрезе. *a.*, наружный эпителий; *pi*, пигмент; *x*, задний полюс. (После Мааса.)

Репродуктивными элементами являются яйцеклетки и сперматозоиды, которые находятся в кожном желе на всех стадиях развития. Денди утверждает, что яйцеклетки оплодотворяются в дыхательных каналах, куда они мигрируют амебоидными движениями и там подвешиваются на ножке.

Личинка, к сожалению, не описана, но поскольку известно, что ход развития у ближайших родственников *H. panicea* довольно постоянен, будет удобно дать описание "галихондриального типа" личинки на основе отчета Мааса о развитии *Gellius varius*.^[199] Свободно плавающие личинки убегают через щиток; это крошечные овальные тельца, быстро передвигающиеся с помощью ресничек. Большая часть тела ослепительно белая, в то время как задний полюс коричнево-фиолетового цвета. Это окрашенное пятно не является реснитчатым, общий покров ресничек заканчивается по его краю кольцом ресничек, вдвое длиннее остальных. Движение вперед происходит по винтовой линии; когда оно прекращается, личинка опирается на задний полюс, и реснички заставляют ее поворачиваться вокруг своей оси.

Разрезы показывают, что личинка состоит из двух слоев:—

1. "Внутренняя масса", состоящая из различных видов клеток в студенистом матриксе.
2. Высокий жгутиковый эпителий, который полностью покрывает личинку, за исключением заднего полюса.

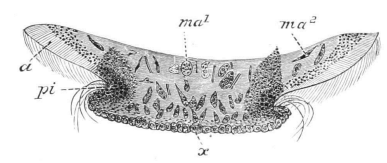


Рис. 68.— продольный разрез заднего полюса личинки *G. varius*. *a*, жгутиковые клетки; *ma¹*, недифференцированная клетка; *ma²*, дифференцированная клетка; *pi*, пигмент; *x*, поверхность заднего полюса. (После Мааса.)

Клетки внутренней массы подразделяются на (1) недифференцированные клетки, которые распознаются по их ядру, имеющему ядрышко; это археоциты; (2) дифференцированные клетки, ядро которых содержит сетку хроматина; они дают начало пинакоцитам, колленцитам и склеробластам. Некоторые из них образуют плоский эпителий, который покрывает задний полюс. Некоторые из склеробластов уже содержат спиккулы. Фиксация происходит очень рано. Передний полюс используется для прикрепления, пигментированный полюс становится дистальным концом (рис. 69). Личинка уплощается, край прикрепленного конца превращается в расходящиеся псевдоподиальные отростки. Жгутиковые клетки отступают внутрь, оставляя внутреннюю массу открытой, и некоторые из ее клеток после этого образуют плоский наружный эпителий. Это наиболее важный процесс метаморфозы; за ним следует пауза во внешних изменениях, совпадающая по времени с перестройками внутренних клеток, дающими начало системе каналов; иными словами, во внутренней массе возникают лакуны, пинакоциты выходят на поверхность лакун и формируют их выстилку; жгутиковые клетки, которые лежали в беспорядке, группируются в небольшие скопления. Они превращаются в жгутиковые камеры, устанавливаются связи между различными частями системы каналов, и возникают ее внешние отверстия. Сначала имеется только один оскулюм. Личинок можно получить, поместив родительскую губку в посуду с морской водой, защищенную от слишком яркого

света и окруженную второй чашей с водой для поддержания постоянной температуры. Они претерпят метаморфозы в морской воде, которая постоянно меняется, и проживут несколько дней.

Мы уже говорили, что у молодой губки только один оскулюм. Это единственный орган, который присутствует в количестве единиц, и естественно спросить, не может ли оскулюм быть принят за признак особи; не могут ли образцы со свищами, например, у *H. panicea*, быть одиночными особями, а петушиный гребень и другие образуют колонии, в которых особи в разной степени слиты. В метафизику такого взгляда мы не можем здесь вдаваться. Мы должны довольствоваться ссылкой на взгляды Хаксли и Спенсера на индивидуальность.

Но желательно избегать говорить о многощетинковой губке как о колонии многих особей, даже в том смысле, в каком обычно говорят о колонии полипов как о сформированной из особей. Повторение oscula, вероятно, следует рассматривать как пример феномена повторения частей тела, почти повсеместное распространение которого было подчеркнуто Бейтсоном.^[200] Делаж^[201] показал, что когда две личинки губки, прикрепленные бок о бок, сливаются вместе, полученный продукт имеет только один оскулюм. Это, хотя и кажется подтверждающим нашу точку зрения, теряет значение в данной связи, если вспомнить, что две слившиеся вместе личинки иглокожих дают начало на более поздней стадии только одной особи.

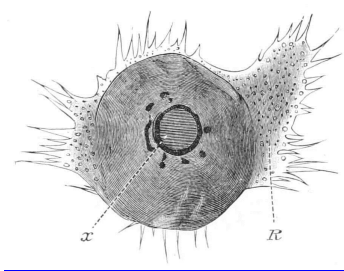


Рис. 69.— Личинка *Gellius varius* вскоре после фиксации. Пигментированный полюс, первоначально расположенный кзади, повернут к читателю. R, краевая мембрана с псевдоподиями; x, задний полюс. (После Мааса.)

Эфидатия речная.

В пресной воде наших рек, прудов и озер губки очень часто представлены *Ephydatia (Spongilla) fluviatilis*, космополитическим видом. Поиск образцов, скорее всего, будет успешным, если исследовать перпендикулярные бревна, такие как ворота шлюза, или нижнюю сторону плавающих бревен или барж, или нависающие ветви деревьев, которые опускаются под поверхность воды.

Губка сидячая и массивная, редко образует ветви, и ее часто можно встретить в очень пышном росте, поскольку массы весом во много фунтов были сняты с барж в Темзе. Цвет варьируется от телесного до зеленого, в зависимости от воздействия света. Этот факт рассматривается в интереснейшей статье профессора Ланкестера,^[202] который показал не только, что зеленый цвет обусловлен присутствием хлорофилла, но и что красящее вещество содержится в тельцах, сходных с тельцами хлорофилла зеленых растений, и, более того, что образцы телесного цвета содержат бесцветные тельца, которые, хотя и отличаются по форме от тех, которые содержат зеленый пигмент, по всей вероятности, превращаются в эти последние под воздействием достаточного количества света. Тельца, как зеленые, так и

бесцветные, содержатся в амебоидных клетках кожного слоя;^[203] и в тех же клетках, но не в тельцах, находятся амилоидные вещества.

Анатомия *Ephydatia fluviatilis* очень похожа на анатомию *Halichondria panicea*, отличаясь лишь одним или двумя важными моментами. Эктосома представляет собой желеобразную мембрану кожной ткани, покрывающую всю внешнюю поверхность губки и образующую крышу непрерывного подкожного пространства. Эта кожная мембрана перфорирована бесчисленными остиями и поддерживается над подкожной полостью с помощью скелетных тяжей, которые пересекают подкожную полость и поднимают кожную мембрану в виде шатровых возвышений, называемых конусами. Каналы для вдоха, которые отходят от дна подкожной полости, такие же неправильные, как у *H. panicea*, и пересекаются с такими же неправильными каналами для выдоха; эти последние сообщаются с окулярными трубками. Между двумя наборами каналов находятся тонкие складки хоаносомы с ее небольшими субсферическими камерами, снабженными широко открытыми апопилами (рис. 70). Мягкие части опираются на кремнистый скелет охеас, который может иметь довольно гладкую поверхность или может быть в разной степени покрыт мельчайшими коническими шипиками (рис. 72, *a*, *b*). Эти спиккулы соединены с помощью вещества, называемого *спонгином*, нанесенного вокруг их перекрывающихся концов таким образом, чтобы образовать нерегулярную сеть нитей, из которых некоторые можно рассматривать как основные нити или волокна, другие - как соединительные волокна. В основных волокнах несколько спиккул лежат бок о бок, в то время как в соединительных волокнах меньшее количество спиккул или часто одиночные спиккулы образуют толщину волокна. Волокна непрерывны у основания пластинкой или кожицей спонгина, который выделяется на нижней поверхности губки и находится между ней и субстратом. О химическом составе спонгина мы поговорим позже (см. стр. 237). Это вещество, которое играет важную роль в некоторых высших губках и образует весь скелет некоторых видов губок для ванн. Свободно лежащие в мягких частях и поэтому называемые спиккулами мякоти, или микросклерами, представляют собой мельчайшие спиккулы своеобразной формы. Это амфидиски, состоящие из стержня с многолучевым диском на каждом конце (рис. 72).

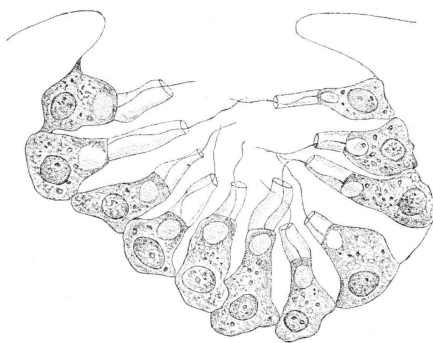


Рис. 70.—*Ephydatia fluviatilis*. Разрез жгутиковой камеры, показывающий хоаноциты, проходящие через апопил. (После Восмаера и Пекельхаринга.)

В дополнение к своей среде обитания пресноводная губка заслуживает внимания из-за своих методов размножения, которые возникли в результате адаптации к среде обитания. Аналогичная адаптация широко распространена среди пресноводных представителей большинства водных беспозвоночных.^[204]

Ephydatia fluviatilis обычно производит не только свободно плавающих личинок полового происхождения, но и внутренние геммулы, возникающие бесполом путем. Эти тельца появляются осенью, распределяются по всей губке, часто более плотно в более глубоких слоях, и они начинают действовать только после смерти родительницы, что в этом климате происходит с приближением зимы.

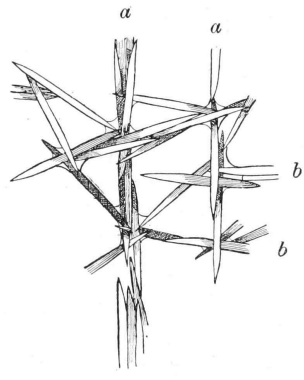


Рис. 71.— Часть скелета *E. fluviatilis*. а - основные волокна; б- соединительные волокна. (Вслед за Велтнером.)

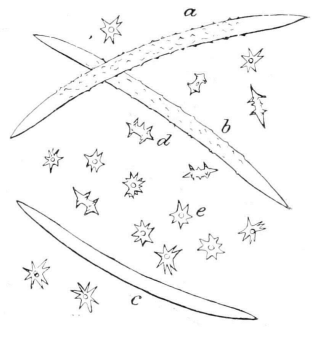


Рис. 72.—Спикулы *E. fluviatilis*. а. б. с. Охеас, колючие и гладкие; d. e, амфидиски, вид сбоку и с торца. (В честь Поттса.)

Вельтнер^[205] показал, что после смерти и распада материнской губки некоторые геммулы остаются прикрепленными к старому скелету, некоторые тонут, а некоторые всплывают. Хорошо известно, что те, которые остаются прикрепленными, повторно покрывают мертвые волокна живой тканью. Они как бы наследуют преимущества положения, которые способствовали выживанию родителя, как одного из отобранных наиболее приспособленных. Геммулы, которые тонут, несомненно, прокатываются на небольшие расстояния по дну, в то время как те, которые всплывают, имеют возможность широко распространять виды с риском быть смытыми в море. Но даже эти плавающие геммулы подвергаются гораздо меньшим опасностям, чем нежные свободно плавающие личинки, поскольку их мягкие части защищены от ударов толстой шерстью, покрытой амфидисками.

Геммулы также примечательны своей устойчивостью к климатическим условиям, способностями, которые должны в немалой степени способствовать выживанию вида, подверженного воздействию переменных температур пресной воды. Таким образом, если плавающие геммулы или родительский скелет с прикрепленным к нему спящим потомством случайно окажутся в поверхностном слое льда в течение зимы, то они, по-видимому, не пострадают от каких-либо пагубных последствий, а только выиграют от этих условий. И Поттс, и Вельтнер подтвердили истинность этого утверждения экспериментами. Вельтнеру удалось вырастить молодняк от геммул, которые в общей сложности 17 дней подвергались воздействию температуры "ниже 0 °C".

Важное значение для вопроса о полезности геммул имеют определенные случаи, в которых *E. fluviatilis* был зарегистрирован как существующий в многолетнем состоянии.^[206] Многолетние особи могут нести геммулы, а могут и не нести их, что делает очевидным, что с приобретением способности выживать в зимние холода первичная необходимость в формировании этих тел исчезает.

Многолетние экземпляры описаны как демонстрирующие пониженную вегетативную активность зимой, жгутиковые камеры могут отсутствовать (Либеркюн) или присутствовать в необычно малом количестве (Вельтнер), может отсутствовать вся система каналов (Мечников) или, с другой стороны, она может быть полной, за исключением ушной раковины.

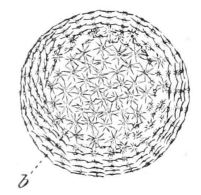


Рис. 73. Геммула *E. fluviatilis*. b, Амфидиск. (В честь Поттса.)

В тропических странах геммуляция происходит как защита от разрушительных последствий, вызванных засушливым сезоном, когда вода отступает от берегов, подвергая всех или большую часть их обитателей-губок воздействию прямых лучей солнца. Губки сразу погибают, но содержащиеся в них геммулы, будучи тщательно высушенными, становятся эффективными распространителями вида; они достаточно легки, чтобы их разносило ветром. Вполне вероятно, что те отдельные губки, которые избежали высыхания, переживают сухой сезон, не образуя геммул.

Экспериментально было показано, что геммулы не повреждаются при сушке — Зыкофф обнаружил, что геммулы, сохраненные сухими в течение двух лет, не потеряли способности к прорастанию.

Зрелые геммулы состоят из более или менее сферической массы клеток, которые мы будем называть желточными клетками, и сложной оболочки. Последний снабжен пором или пористой трубкой (рис. 74), которая зимой закрывается органической мембраной.

В покрове есть три слоя: внутренний хитиновый слой, окруженный слоем воздушной камеры, который имеет мелкопузырчатую структуру, напоминающую растительную ткань, и содержит амфидиски, расположенные по радиусам, проходящим через центр геммулы. Один из дисков каждого амфидиска находится во внутреннем хитиновом покрове, в то время как другой находится в аналогичной мембране, которая окружает слой воздушной камеры и называется внешним хитиновым покровом.

Маршалл предположил, что одной из функций амфидисков является утяжеление геммул и, таким образом, защита их от силы речного течения; и, без сомнения, погружение или всплытие отдельных геммул зависит от относительной степени развития воздушных камер и амфидисков.

Изучение развития геммул *Ephydatia* наглядно иллюстрирует различные особенности внутренних процессов губок. Особого внимания заслуживают миграции клеток и небольшая степень, до которой осуществляется разделение труда: обнаруживается, что одна и та же клетка выполняет различные функции.

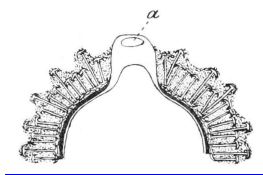


Рис. 74.— Часть продольного сечения геммулы *Ephydatia* sp., проходящей через пору (a). (В честь Поттса.)

Начало геммулы сначала распознается^[207] как небольшое скопление амeboидных археоцитов в кожной мембране. Они перемещаются в более глубокие части губки, образуя более крупные группы. Они являются неотъемлемой частью геммулы, желточных клеток, которые при прорастании дают начало новой губке. За ними следуют две отдельные группы активно движущихся клеток. Те, что образуют первую группу, располагаются вокруг желточных клеток и в конечном итоге принимают столбчатую форму, образуя эпителиоидный слой. Затем они выделяют внутреннюю хитиновую оболочку. Клеткам второго отряда поручено питание геммулы. Следовательно, они проникают в желточные клетки, распределяют их запасы пищи и совершают побег, возвращаясь в ткани материнской губки, прежде чем столбчатые клетки завершат формирование хитинового покрова. Теперь происходит еще одна миграция, клетки — "склеробласты", — которые были заняты секретированием амфидисков на различных участках губки, переносят полностью сформированные спиккулы к геммулам и размещают их радиально вокруг желточных клеток между радиально расположенными клетками столбчатого слоя. Сами склеробласты остаются с амфидисками и, модифицируясь, вносят свой вклад в формирование слоя воздушной камеры. Столбчатые клетки теперь выползают между амфидисками до тех пор, пока их внутренние концы не упрутся во внешние концы этих спиккул. Затем они выделяют наружный хитиновый покров и возвращаются к материнской губке.

Картер дает указания^[208] по получению молодых губок из геммул. Последний следует вынуть из родительского пакета, почистить, завернув в носовой платок, а затем поместить в воду в часовом стекле, защитить стеклянной крышкой и выставить на солнечный свет. Через несколько дней содержимое геммулы выходит из отверстия, и его можно увидеть в виде белого пятнышка. Через несколько часов молодая губка уже активна, и можно наблюдать, как она выделяет водные потоки. В этом возрасте губка является прекрасным объектом для изучения в живом состоянии: будучи одновременно маленькой и прозрачной, она дает нам возможность наблюдать за движением частиц кармина, когда они разносятся током по камерам.

Поттс^[209] описывает, как он проследил за переносом спиккул клетками кожи, причем конец каждой спиккулы усиливал движение, покачиваясь подобно колеблющемуся стержню.

У *E. fluviatilis* размножение также происходит в теплое время года в этом климате с помощью личинок половым путем. Они интересны определенными отклоняющимися чертами в их метаморфозе.^[210] В то время как некоторые из жгутиковых камер образуются обычным способом из жгутиковых клеток личинки, другие возникают каждая путем деления одного археоцита. Предполагается, что это коррелирует с приобретением метода размножения

геммулами, особенности (*т.е.* развитие органов из археоцитов) которых проявляются у личинок.

Определение. Теперь мы можем определить губок как многоклеточных, двухслойных животных; с порами, пронизывающими стенки тела и пропускающими ток воды, который создается воротничковыми клетками "гастрального" слоя.

Положение в животном мире.— Губки - единственные многоклеточные животные, обладающие хоаноцитами, и способ их питания уникален. Поскольку они двухслойные, предпринимались попытки связать их с типом многоклеточных кишечнополостных, но в них отсутствуют нематоцисты или любая другая форма стрекательных клеток, а их генеративные клетки возникают из класса эмбриональных клеток, отделенных от первого, в то время как генеративные клетки кишечнополостных происходят из эктодермы или, в других случаях, из энтодермы. Эти существенные различия между губками и той группой многоклеточных, с которой они, если бы вообще имели многоклеточную природу, с наибольшей вероятностью имели сходство, предполагают, что нам следует искать отдельное происхождение губок и многоклеточных. Мы, естественно, обращаемся к подвою хоанофлагеллятных инфузорий (см. стр. [121](#)) как к источнику Porifera, оставляя подвою инфузорий в качестве прародителей многоклеточных.

То, что как Porifera, так и Metazoa размножаются яйцеклетками и сперматозоидами, не является возражением против этой точки зрения, поскольку наличие сходных репродуктивных клеток было продемонстрировано у некоторых простейших (см. стр. [100](#), [128](#)).

Давайте теперь посмотрим, какая точка зрения подтверждается фактами эмбриологии. Предположим, на данный момент, что мы рассматриваем губок как многоклеточных, тогда, если личинку губки сравнить с личинкой многоклеточного, мы должны отнести крупные зернистые клетки к энтодерме; жгутиковые клетки - к эктодерме; и мы приходим к аномальному утверждению, что пищеварительные клетки у взрослой особи эктодермальные, покровные, внешние клетки - энтодермальные; или, наоборот, если мы начнем наши сравнения со взрослыми, то из этого следует, что личиночная эктодерма имеет признаки энтодермы, а личиночная энтодерма - эктодермы. Энтодерма похожа на эктодерму.

Таким образом, и эмбриология, и морфология приводят нас к одному и тому же выводу, они оба показывают, что в отсутствие какого-либо фундаментального согласия между Porifera и Metazoa необходимо рассматривать две подвой как независимые от самой первой, и, следовательно, название PARAZOA (Sollas) было дано группе, которая содержит Porifera как единственный известный тип.

Интересным в связи с филогенией Parazoa является род хоанофлагеллят *Proterospongia* (рис. 75), описанный Сэвиллом Кентом и с тех пор вновь открытый как в Англии, так и за рубежом.^[211] Это колония одноклеточных особей, заключенных в обычное желе. Особи на поверхности являются хоанофлагеллятами, в то время как внутри клетки округлые или амeboидные, и некоторые из них подвергаются многократному делению с образованием репродуктивных клеток. Это именно такое существо, каким мы могли бы представить себе ту предковую стадию, воспоминанием о которой является свободно плавающая личинка

губки: поскольку мы видели, что жгутиковые клетки личинки являются потенциальными хоаноцитами.

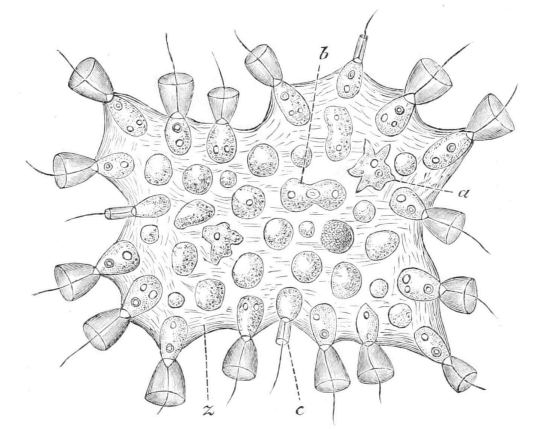


Рис. 75.—Протероспонгия геккели. а, амебоидная клетка; б, делящаяся клетка; с, клетка с маленьким воротничком; z, желеобразная. × 800. (В честь С. Кента.)

ГЛАВА VIII

PORIFERA (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ФОРМЫ SPICULES—CALCAREA—HOMOCOELA—HETEROCOELA—HEXACTINELLIDA—DEMOSPONGIAE—TETRACTINELLIDA—MONAXONIDA—CERATOSA— КЛЮЧЕВЫЕ ДЛЯ БРИТАНСКИХ РОДОВ ГУБОК

Губки естественным образом делятся на две ветви, различающиеся размером их хоаноцитов: у MEGAMASTICTORA эти клетки относительно крупные, от 5 до 9 мкм в диаметре; у MICROMASTICTORA они составляют около 3 мкм в диаметре.^[212] Для дальнейшего разделения группы **спикулы** являются настолько важным оружием в руках систематика, что удобно называть их по общей схеме. К этому пришли, рассмотрев, во-первых, количество осей, по которым распределены основные ветви спикул, и, во-вторых, произошел ли рост по каждой из этих осей в одном или обоих направлениях от исходной точки.^[213]

I. *Моноксоны*.— Спикулы палочковидной формы, у которых рост направлен от единого источника в одном или обоих направлениях вдоль единой оси. Ось любой спикулы не обязательно прямая, она может быть изогнутой или волнистой. Луч или лучи известны как *актины*.

Двухлучевые спикулы монохон называются "рабди" (рис. 76, а). Рабдус, заостренный с обоих концов, называется "окси", закругленный с обоих концов - "стронгил", бугристый с обоих концов - "тайлот". При ветвлении рабдус может превратиться в "триену" (рис. 110, к, л).

Одноизлучающие спикулы монохон называются "щупальцами".

II. *Тетраксоны*.—Спикулы, рост которых происходит из источника только в одном направлении, вдоль четырех осей, расположенных по нормальям к граням правильного

тетраэдра. Формы, полученные в результате роста из источника в одном направлении вдоль трех осей, лежащих в одной плоскости, классифицируются как тетраксоны.

III. *Триаксоны*.— Спиккулы, рост которых направлен от начала координат в обоих направлениях вдоль трех прямоугольных осей. Одна или несколько функций или одна или две оси могут быть подавлены.

IV. *Полиаксоны*.— Спиккулы, в которых лучистый рост из центра продолжается в нескольких направлениях.

V. *Сферы*.— Спиккулы, рост которых концентричен относительно начала зарождения.

Различие, более фундаментальное, чем форма, обеспечивается химическим составом: все губки, имеющие спиккулы, состоящие из карбоната кальция, принадлежат к одному классу, CALCAREA, который выделяется отдельно в ветви Megamastictora.

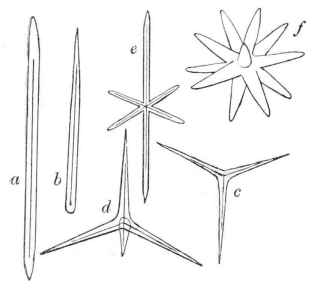


Рис. 76.—Типы мегасклеров. *a*, Rhabdus (monaxon diactine); *b*, stylus (monaxon monactine); *c*, triod (tetraxon triactine); *d*, calthrops (tetraxon tetractine); *e*, triaxon hexactine; *f*, euster.

ВЕТВЬ I. MEGAMASTICTORA

КЛАСС CALCAREA

Калькареи - это морские мелководные формы, прикрепляющиеся по большей части непосредственно к базальной части тела или иногда с помощью ножки, сформированной из кожной ткани. Они почти все белого или бледно-серо-коричневого цвета. Их спиккулы либо одно-, либо четырехгранные, либо и то, и другое. Тетраксоны бывают либо четырехлучными, которые затем называются "калтропами", либо трехлучными, когда четвертый актин отсутствует. Три луча всегда проходят более или менее по касательной к стенке корпуса; аналогично, три луча калтропа расположены по касательной, четвертый проходит поперек толщины стенки. Удобно включать трехизлучающий и три тангенциально расположенных луча калтропа под общим термином "трехизлучающая система" (Минчин). Все три луча одной из этих систем могут быть одинаковой длины и пересекаться под равными углами: в этом случае система является "правильной". Или же один луч или один угол может отличаться по размеру от других лучей или углов соответственно, которые равны: в любом из этих двух случаев система двусторонне симметрична и называется "сагиттальной". Специальное название "alate" дано тем системам, которые являются сагиттальными из-за неравенства углов. Таким образом, все равноугольные системы, сагиттальные или нет, противоположны тем, которые являются равными. Это естественная классификация.^[214]

Подкласс I. Homocoela.

Homocoela, или асконы, обладают простейшим известным типом системы каналов, и этим они определяются. Тело представляет собой мешочек, разветвленный у взрослого человека, но простой у молодого; его непрерывная полость повсюду выстлана хоаноцитами, его стенка пронизана порами для вдоха, а его полость открывается наружу на дистальном конце через отверстие. Простая мешковидная молодь - это хорошо известный олинтус Геккеля — отправная точка, из которой, по-видимому, произошли все губки. При переходе от детеныша к взрослой особи задействованы два процесса, а именно увеличение устья и разветвление исходной олинтусной трубки или мешка. Если образование нового устья сопровождается делением мешочка, а разветвление последнего незначительно, возникает взрослая особь, состоящая из ряда прямостоячих, хорошо разделенных основных трубок, каждая с одним устьем и боковыми ветвями. Так обстоит дело у *Leucosoleniidae*. У *Clathrinidae*, с другой стороны, ветвление олинта затруднено, что приводит к так называемой сетчатой форме тела, то есть губчатому телу, состоящему из сети канальцев с несколькими устьями, но без внешнего указания границ между участками, дренируемыми каждым устьем. Эти внешние признаки образуют надежную основу для классификации, поскольку они коррелируют с другими фундаментальными различиями в структуре и развитии.^[215]

Как и у *галихондрий*, и фактически у всех губок, стенка тела состоит из двух слоев; гастральный слой, как мы уже говорили, образует непрерывную выстилку трубки Ascon и ее ответвлений. Кожный слой включает полное внешнее покрытие пинакоцитами, которое отражается от края ротовой полости и встречается с гастральным слоем на дистальном конце трубки; более глубокий студенистый слой, в котором находятся склеробласты и продукты их секреции — известковые спикулы; и, наконец, пороциты.^[216] Эти последние представляют собой клетки, которые пересекают всю толщу тонкой стенки тела и перфорированы протоком или порой. Пороциты обладают сократительной способностью, и поэтому поры могут открываться или закрываться; это тип клеток, который известен только в калькарии. Можно заметить, что веретенообразные или звездчатые "клетки соединительной ткани" отсутствуют. Слой пинакоцитов в целом обладает высокой сократительной способностью и способен уменьшать размер губки до такой степени, что временно полностью закрывает полость желудка.^[217]

Хоаноциты демонстрируют определенные постоянные различия в структуре в семействах *Clathrinidae* и *Leucosoleniidae* соответственно. В первом случае ядро хоаноцита базальное; во втором - апикальное, и жгутик можно проследить вплоть до него (рис. 77).

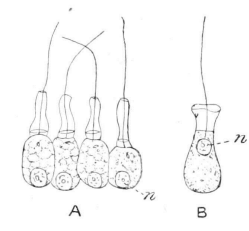


Рис. 77.- Два типа асконидных воротничковых клеток. А, у *Clathrina*, ядро базальное; В, у *лейкозолеции*, ядро не базальное, жгутик, отходящий от ядерной мембраны. (А, в честь Минчина; В, в честь Участника торгов.)

Спикулы тетраксона имеют "равноугольную" трехлучевую систему у *Clathrinidae*, в то время как у *Leucosoleniidae* они "плоские". Наконец, личинка *Clathrinidae* представляет собой "паренхиму" (см. стр. [226](#)), личинка *Leucosoleniidae* - "амфибластулу".

Тот факт, что *Calcareo Nomosoela* можно классифицировать в основном по гистологическим признакам, соответствует важности отдельной клетки в отличие от клеточных слоев, как правило, по всей пористой оболочке, и интересен тем, что подчеркивает низкий уровень организации типа. Органы губок часто одноклеточные (поры) или продукты жизнедеятельности одной клетки (множество элементов скелета); и даже в желудочном слое, который приближается почти к эпителию, сравнимому с эпителием многоклеточных, составляющие клетки все еще, кажется, отстаивают свою независимость, жгутики развиваются не согласованно,^[218] а каждый в свое время и направлении.

Подкласс II. Гетероцелы.

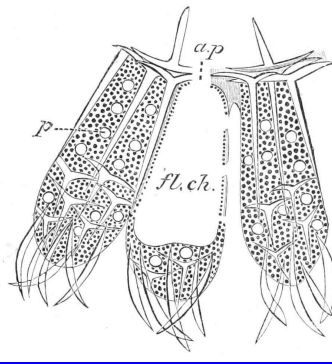


Рис. 78. Поперечный разрез стенки тела *сикона карттери*, показывающий скелет сочлененных труб, устья желудка (*a.p*), пучки волосков на дистальных концах камер (*fl.ch.*), и поры (*p*). (В честь Dendy.)

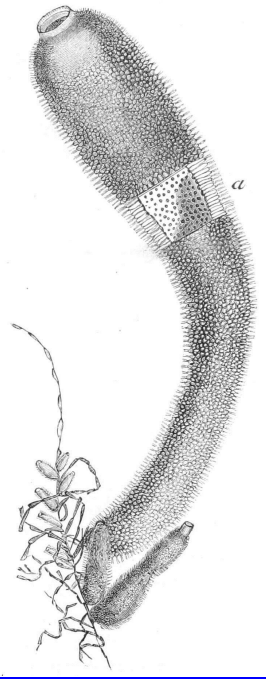


Рис. 79.—*Сикон венечный*. На этапе *a* часть стенки удаляется, обнажая парагастральный отдел и устья желудка с открывающимися в него камерами.

Гетероцелы представляют собой серию форм последовательных степеней сложности, все они происходят от асконов, от которых они отличаются наличием прерывистого гастрального слоя. Простейшие гетероцелы относятся к семейству **Sycettidae**, представителем которого является британский *Сикон* (рис. 79). В *Сиконе* многочисленные трубчатые жгутиковые камеры расположены радиально вокруг центральной полости, "парагастра", в которую они открываются (рис. 78, 79). Камеры, которые здесь часто называют радиальными трубками, расположены близко друг к другу, оставляя между ними более или менее четырехугольные трубчатые пространства, каналы для вдоха; и там, где стенки соседних камер соприкасаются, может происходить слияние. Поры, защищенные пороцитами, соединяют каналы для вдоха со жгутиковыми камерами. Парагастр выстлан пинакоцитами; хоаноциты ограничены жгутиковидными камерами.

Скелет частично защитный, частично поддерживающий; один набор спикул укрепляет стенки радиальных трубок и в совокупности образует "трубчатый скелет". Для *Sycettidae* характерно, что трубчатый скелет относится к типу, известному как "суставчатый" — *m.e.* Он

сформирован из ряда последовательных колец спикул, а не состоит из одного кольца крупных спикул, которые тянутся по всей длине трубки.

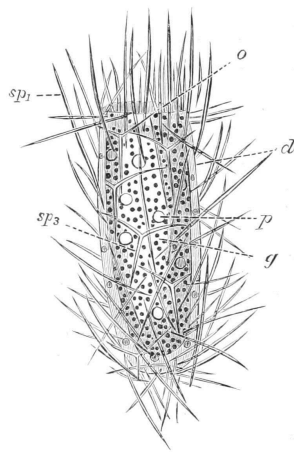


Рис. 80.—*Сикон сетозубый*. Молодая губка. $\times 200$. *d*, кожная клетка; *g*, гастральная клетка; *o*, оскулюм; *p*, пористая клетка; *sp*₁, моноксон; *sp*₃, трехлучевая спикула. (После Мааса.)

Стенки парагастры известны как "гастральная кора"; они содержат четырехлучевые спикулы, из которых трехлучевые системы расположены по касательной к гастральной коре, в то время как апикальный луч выступает в парагастру и, без сомнения, является защитным. Дистальные концы камер щетинятся пучками оксеатных спикул, и отдельные камеры различимы при поверхностном взгляде. Интересно отметить, что у некоторых видов *Susop* промежутки между дистальными концами камер прикрыты тонкой перфорированной мембраной, что ведет, как мы сейчас увидим, к следующей стадии развития.^[219] Личинка *Susop* представляет собой амфибластулу (см. стр. 227). Рис. 80 представляет собой рисунок молодой губки вскоре после фиксации; он с таким же успехом мог бы сойти за идеально простой Аскон или, если пренебречь расположением спикул, личинку губки, для изолированной радиальной трубки из *Сикона*. На рис. 81, 82 показана та же губка, несколько старше. Из них видно, что тип *Susop* вырабатывается у молодой особи на стадии, которую можно назвать стадией *Ascon*, в результате процесса разрастания трубочек из ее стенок с последующим ограничением хоаноцитов жгутиковыми камерами. Тщательное наблюдение показало^[220], что это последнее событие вызвано иммиграцией пинакоцитов извне. Эти клетки проникают через желеобразный слой дермы и выстилают парагастер так же быстро, как его первоначальная оболочка из хоаноцитов отступает во вновь образованные камеры.

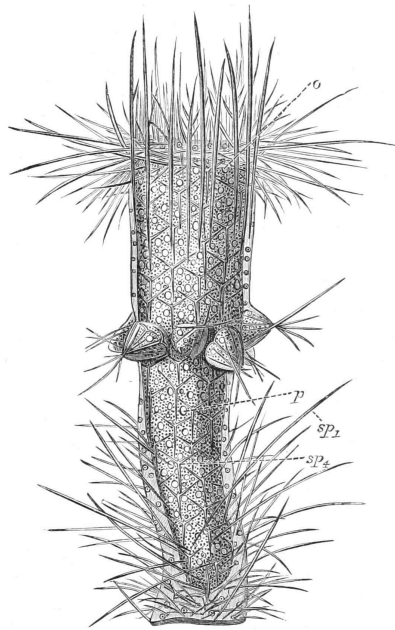


Рис. 81.—*S. setosum*. Молодая губка с одним завитком радиальных трубочек. *o*, Osculum; *p*, пора; *sp*₁, моноксон; *sp*₄, четырехлучевая спикула. (После Мааса.)

С системой каналов, в точности подобной системе *Sycon*, *Ute* (рис. 83) демонстрирует структурный прогресс в утолщении слоев кожи на дистальных концах камер. Кожные утолщения над соседними камерами простираются вбок и сходятся; в результате образуется слой кожной ткани, перфорированный кожными устьями, которые открываются в каналы для вдоха и укреплены прочными спикулами, идущими в продольном направлении. Этот слой называется корой; он покрывает всю губку, уплотняя радиальные трубки так, что они образуют вместе с корой вторичную стенку губки, которая снова представляет собой простой мешочек, но со сложной стенкой. Кортекс может быть чрезвычайно развит, так что образует более половины толщины стенки (рис. 84). Камеры, взятые вместе, называются камерным слоем.

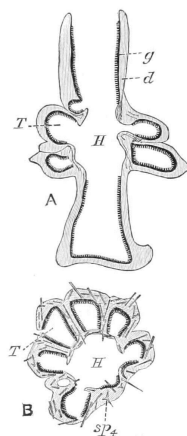


Рис. 82.—*Сикон рафанус*. **А**, продольный разрез молодой декальцинированной губки на стадии, несколько более поздней, чем показано на рис. 81. **В**, поперечный разрез той же губки через завиток трубочек. *d*, кожная мембрана; *g*, желудочная мембрана; *H*, paragaster; *sp*₄, четырехрадиевидная спикула; *T*, радиальная трубка. (После Мааса.)

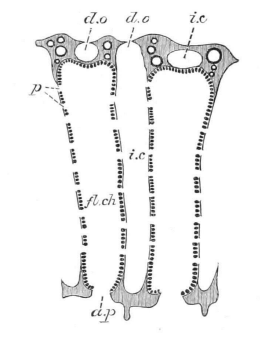


Рис. 83.— Поперечный разрез стенки тела *матки*, проходящий в продольном направлении через две камеры. *a.p.*, Апопил; *d.o.*, кожное устье; *fl.ch.*, жгутиковая камера или радиальная трубка; *внутривенный канал*, дыхательный канал; *p*, просопиль. (В честь Dendy.)

Мы уже упоминали о сходстве между молодым человеком из Аскона и лучевой трубкой *Сикона* - сравнение, которое заставляет вспомнить несколько странную точку зрения некоторых более ранних авторов, согласно которой жгутиковые камеры на самом деле являются особыми губок. Если теперь мы предположим, что каждая похожая на Аскон радиальная трубка *Сикона* претерпевает тот же процесс роста, посредством которого сам *Сикон* произошел от Аскона, то мы получим губку с системой каналов того типа, который наблюдается у *Leucandra* среди британских форм, но более схематично показан у иностранного рода *Leucilla* (рис. 85). Приведенные выше замечания не претендуют на то, чтобы дать отчет о переходе от *Sycon* к *Leucilla*, как это произошло в филогенезе. Чтобы получить какие-то указания на это, мы должны дожидаться эмбриологических исследований.

У *Левкандры* основная структура скрыта из-за нерегулярности системы каналов. Еще одно и наиболее важное отличие от *лейциллы* заключается в меньшем размере и округлой форме ее камер. Это изменение формы знаменует повышение эффективности; теперь жгутики сходятся к центру, так что все они воздействуют на одну и ту же каплю воды, в то время как в трубчатой камере их действие более широко распределено и пропорционально менее интенсивно (см. стр. [236](#)).

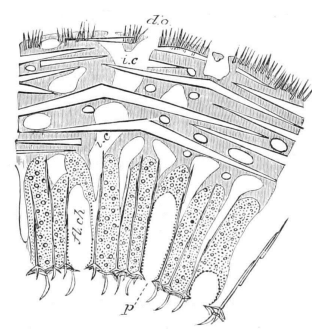


Рис. 84.— Поперечный разрез стенки тела *грантиопсиса*. *d.o.*, Кожное устье; *fl.ch.*, камера со жгутиками; *i.c.*, длинный впадающий канал, пересекающий толстую кору, чтобы достичь слоя камеры; *p*, апопил. (В честь Dendy.)

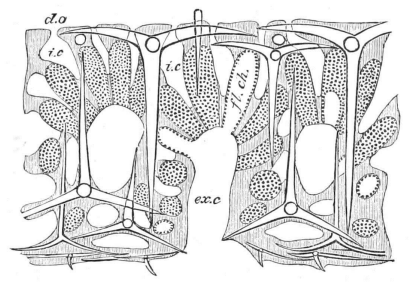


Рис. 85.— Поперечный разрез стенки тела лейциллы. *d.o*, Кожное устье; *ex.c*, канал выдоха; *fl.ch*, камера; *i.c*, канал для вдоха.
(В честь Dendy.)

Выше описаны три основных типа канальной системы — *Homocoela*, *Sycon*, а также *Leucandra* и *Leucilla*. Их удобно называть первым, вторым и третьим типами соответственно, и их можно кратко описать как связанные друг с другом примерно так же, как черешок, зонтик и сложный зонтик среди соцветий. Эти типы легли в основу знаменитой классификации Геккеля.^[221] Однако был сделан вывод, что^[222] что скелет является более надежным ориентиром в систематике, по крайней мере, для более мелких подразделений; и в современных классификациях роды с системами каналов третьего типа будут найдены распределенными среди различных семейств; в то время как в *Grantiidae* *Ute* и *Leucandra* стоят бок о бок. Это лечение подразумевает веру в то, что система каналов третьего типа независимо и неоднократно эволюционировала в Калькарии — пример явления гомоплазии, поразительно проявляющегося во всей группе. Достаточно примечательно, что все системы каналов, обнаруженные на остальной части *Porifera*, являются более или менее модифицированными формами того или иного из двух вторых типов системы каналов, описанных выше.

Семейства *Grantiidae*, *Heteropidae* и *Amphoriscidae*, все обладающие кожной корой, различаются следующим образом: — ***Grantiidae*** отсутствием подкожных сагиттальных трехлучных спикул и заметных субгастральных четырехлучий; ***Heteropidae*** наличием сагиттальных трехлучий; ***Amphoriscidae*** наличием заметных субгастральных четырехлучий.

Особого упоминания заслуживают два семейства *Calcarea*, возможно, родственные, — *Pharetronidae*, семейство, богатое родами и содержащее почти все ископаемые формы этой группы, и *Astroscleridae*.

The ***Pharetronidae***,, за одним или, возможно, двумя исключениями, являются ископаемыми формами, имеющими общее расположение спикул их основного скелетного каркаса в виде волокон. Семейство делится на две подгруппы:—

I. *Dialytinae*. Спикулы не срослись друг с другом; точный способ их соединения в волокна неизвестен, но может присутствовать органический цемент.

Lelapia australis, недавний вид, вероятно, следует поместить сюда как единственного живого представителя. Компания Dendy показала^[223], что этот замечательный вид имеет скелет того же волокнистого характера, что и у типичных *Dialytinae*, и что трехлучевые спикулы в волокнах претерпевают модификацию типа "камертона" (рис. 86, В), позволяющую уплотнять их в гладкие волокна. "Камертоны", хотя и не ограничиваются исключительно фаретронидами, все же очень характерны для них.

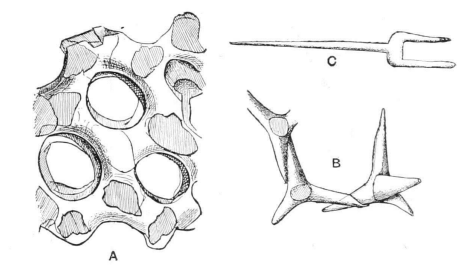


Рис. 86.—Фрагменты скелета *Petrostroma schulzei*. А, каркас с защитной пленкой; В, четырехлучевые спикулы с расходящимися по бокам лучами; С, "камертон". (По Додерляйну.)

II. Литониды. Основной каркас скелета сформирован из сросшихся вместе спикул и покрыт корой, содержащей свободные спикулы.

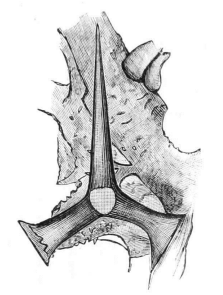


Рис. 87.— Спикула из каркаса *Plectroninia*, показывающая конечные расширенные лучи. (В честь Хинде.)

Подсемейство содержит только один ныне существующий род и несколько недавно описанных ископаемых форм. *Petrostroma schulzei*^[224] обитает на мелководье близ Японии; *Plectroninia halli*^[225] и *Bactronella* были обнаружены в эоценовых отложениях Виктории; *Porosphaera*^[226], давно известная из мела Англии и Континента, недавно была показана Хинде^[226] как близкая родственница *Plectroninia*; наконец, *Plectinia*^[227] - род, выделенный Почтой для губки из сеноманских отложений Богемии. Додерлейн в 1896 году выразил свое мнение, что ископаемые представители Lithoninae, скорее всего, будут обнаружены. Плавленные спикулы являются равносторонних quadriradiates; они объединены в *Petrostroma* боковыми слияние лучей, в *Plectroninia* (фиг. 87) и *Porosphaera* путем слияния отличие терминал кварта разложения лучей, а в некоторых, возможно, все, родов непрерывное отложение кальция карбонат ensheaths на игольчатые эндоплазматической сети. Таким образом, они напоминают о формировании скелета, с одной стороны, литистиды, а с другой - диктиониновой гексактинеллиды (см. стр. 202, 211). "Камертоны" могут находиться в кожной оболочке.

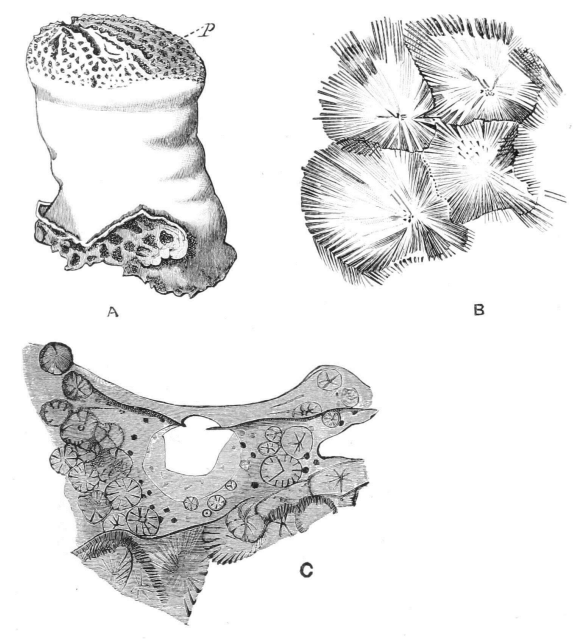


Рис. 88.—*Астросклера виллеяна*, Листер. А, губка, $\times$ около 3. р, устье на ее дистальной поверхности. В, часть скелета, показывающая четыре многогранника с расходящимися кристаллическими волокнами. С, устье; окружающая ткань содержит молодые стадии многогранников. (По Листеру.)

The **Astroscleridae**, по-видимому, являются наиболее изолированными в типе. *Astrosclera willeyana*^[228] была привезена с островов Лоялти и с Фунафути группы Эллис. Его скелет является как химически, так и структурно aberrantным. В других калькариях карбонат кальция скелета присутствует в виде кальцита, в *астросклере* - в виде арагонита, а элементы представляют собой твердые многогранники, объединенные своими поверхностями, за исключением мягких частей (рис. 88). Каждый элемент состоит из кристаллических волокон, радиально расположенных вокруг нескольких центральных гранул и заканчивающихся по периферии в контакте с волокнами соседних элементов. Молодые многогранники можно найти свободными в мягких частях на поверхности. Камеры исключительно мелкие, особенно для известковой губки, по сравнению с камерами других губок следующим образом:—

Камеры астросклеры размером от 10×8 до 18×11 мкм.

Самые маленькие камеры в Silicea, от 15×18 до 24×31 мкм.

Самые маленькие камеры в калькарии, 60×40 мкм.

По своей внешней форме *астросклера* напоминает некоторых фаретронид. Крошечные размеры реснитчатых камер относят *Astrosclera* к Micromastictora, а удачный факт, что карбонат кальция ее скелета обладает минеральными признаками не кальцита, а арагонита, облегчает понимание того, что ее родство может быть скорее с известковыми губками, чем с известковыми.

ВЕТВЬ II. МИКРОМАСТИКТОРА

Все губки, не обладающие известковым скелетом, характеризуются хоаноцитами, которые, по сравнению с калькариевыми, бросаются в глаза своими меньшими размерами. Подавляющее большинство (Silicispongiae) известковых губок либо выделяют кремнистые скелеты, либо соединены с кремнистыми губками хорошо дифференцированным рядом форм. Небольшие остатки полностью аскелетны. Все эти известковые губки включены под

названием *Micromastictora* в природную группу, противопоставленную *Megamastictora* как равноценные.

Подразделение *Micromastictora* представляет некоторую трудность. Только гексактинеллиды представляют собой четко очерченную группу. После их разделения остается, помимо аскелетных родов, совокупность форм, *Demospongiae*, которые распадаются на две основные трибы. Они выдают свою взаимосвязь сериями промежуточных типов, но не хватает ключа, который бы решительно определил направление, в котором следует читать эти серии. Аскелетные роды являются *сутью* систематика. Возможно, безопаснее, признавая, что многие из них имеют то или иное сходство с различными *Micromastictora* того или иного вида, сохранить их вместе во временном классе *Mухоспонгии*.

КЛАСС I. МИКСОСПОНГИИ

Класс *Mухоспонгии* является чисто искусственным, содержащим широко расходящиеся формы, которые обладают общим отрицательным признаком, а именно отсутствием скелета. В результате этого отсутствия все они вьелись в привычку.

Один род, *Hexadella*, был расценен его первооткрывателем Топсентом^[229] как гексактинеллиды. Тот же авторитет относит *Oscarella* к тетрактинеллиде; труднее указать направление, в котором нам следует искать родственников остающегося типа, *Halisarca*.

Гексаделлас побережья Франции - замечательная маленькая губка розового или ярко-желтого цвета с большими мешковидными жгутиковыми камерами и очень лакунарной эктосомой.

Oscarella - ярко окрашенная губка с характерной бархатистой поверхностью; это британский род, но он ни в коем случае не ограничивается нашими берегами. Его канальная система была описана одними авторами как диплодальная, другими - как эврипиловая. Топсент^[230] показал, и мы можем подтвердить его утверждение, что, хотя камеры обычно имеют узкие афферентные и выводящие протоки диплодальной системы, однако, поскольку каждая из них может сообщаться с двумя или тремя каналами, система каналов не может быть описана как диплодальная. Гипофиз достигает большого развития, и в нем созревают продукты размножения. Пинакоциты, как у *Plakinidae* и, возможно, у *Aplysilla*, жгутиковидные.

Халисарку, также британскую, легко отличить от *Oscarella* по наличию слизеподобного секрета, который сочится из нее, и по отсутствию яркой окраски, характерной для *Oscarella*. Естественно напрашивается вывод, что окраска в одном случае и секреция в другом являются защитными и в этом отношении выполняют одну из функций скелета других губок. Камеры длинные, трубчатые и разветвленные. Гипофиза нет.

КЛАСС II. ГЕКСАКТИНЕЛЛИДЫ^[231]

Silicispongiae, определяемые их спикулами, лучи которых расположены вдоль трех прямоугольных осей. Система каналов простая, с камерами в форме наперстка. Стенка тела делится на эндосому, эктосому и хоаносому.

Некоторые авторы хотели бы отнести гексактинеллид к третьей основной подгруппе Porifera, отделяя их таким образом от других кремнистых губок. Рассматривая эту точку зрения, важно с самого начала осознать, что это глубоководные формы. Они несут на себе явные следы влияния своей среды обитания и, как и другие колонисты морских глубин, отличаются ярко выраженными архаичными чертами. Тем не менее, они все еще связаны с другими микромастикторами, во-первых, из-за небольшого размера их хоаноцитов, а во-вторых, из-за присутствия кремнистых спикул. Этот второй признак на самом деле является двойной связью, поскольку он включает в себя не только присутствие кремнезема в скелете, но и наличие в каждой спикULE хорошо выраженной осевой нити. В настоящее время эта аксиальная нить представляет собой структуру, которая приобретает все большее значение для целей классификации по мере того, как ее отсутствие в Калькарии становится все более вероятным. Гексактинеллиды - единственные губки, кроме губки для ванн, которые вообще широко известны. Они завоевали признание своей красотой, как губка для ванной - своей полезностью, и, подобно им, одна из них — Цветочная корзина Венеры — является важным предметом торговли, основной промысел которой ведется на Филиппинских островах. Эта удивительная красота принадлежит скелету и в значительной степени скрыта, когда присутствуют мягкие части.

Мы уже говорили, что гексактинеллиды являются глубоководными формами; они либо непосредственно прикреплены ко дну, либо чаще всего закреплены в иле длинными пучками корневых спикул. В "губке со стеклянными канатами" укореняющийся пучок длинных спикул, выглядящий как пучок пряденого стекла, ценится японцами, которые экспортируют его к нам. У *монорафиса* корневой пучок заменен единственной гигантской спикулой,^[232] трех метров в длину, и описывается как "толщиной с мизинец"! Вероятно, именно в результате их неподвижной жизни в спокойных водах глубоководья^[233] Гексактинеллиды своей симметрией контрастируют с большинством других губок. Однако не следует забывать, что многие калькарии, обитающие на мелководье, обладают почти столь же совершенной симметрией.

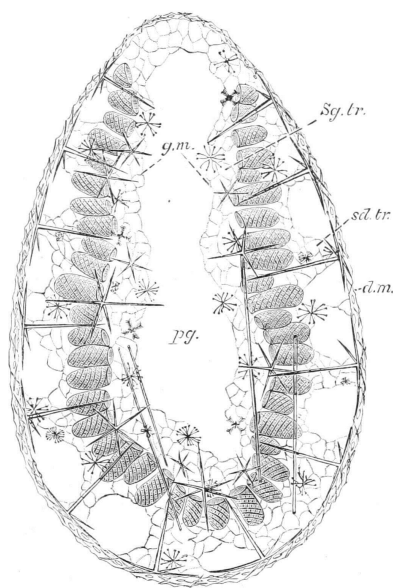


Рис. 89.— Продольный разрез молодого экземпляра куколки *Lanuginella pupa* O.S. с начинающимся формированием оскулярной области. × 35.d.m., кожная оболочка; g.m., желудочная оболочка; pg, парастральная оболочка;.....sd.tr, подкожные трабекулы; Sg.tr, субгастральные трабекулы. (After F. E. Schulze.)

Структура стенки тела у *Hexactinellida* настолько постоянна, что позволяет дать общее описание, применимое ко всем представителям группы. Она имеет значительную толщину, но большая часть занята пустыми пространствами, поскольку сама ткань присутствует в минимальном количестве. В стенке камерный слой подвешен с помощью трабекул из мягких тканей, между кожной мембраной снаружи и аналогичной гастральной мембраной с внутренней стороны (рис. 89). Таким образом, вода, поступающая в камеры через их многочисленные поры, сначала проходит через устья в дермальной мембране и пересекает подкожное трабекулярное пространство; покидая камеры, она протекает через субгастральное трабекулярное пространство и устья в гастральной мембране, чтобы войти в парагастральную полость и покинуть тело в устье. Трабекулы, кожная и гастральная мембраны вместе составляют кожный слой. Этот вывод основан на сравнении со взрослыми из других групп, поскольку в отсутствие эмбриологических знаний прямые доказательства отсутствуют. Согласно японскому исследователю Исао Иджиме,^[234] кожная и гастральная мембраны являются всего лишь продолжениями трабекул, а сами трабекулы полностью клеточные, не содержащие студенистой основы, встречающейся в кожном слое всех других губок. Поверхностный слой пинакоцитов отсутствует, все клетки, образующие трабекулы, относятся к одному типу, а именно к неправильно ветвящимся клеткам, соединенным друг с другом своими ветвями с образованием синцития. В трабекулах обнаруживаются склеробласты и археоциты.

Камеры имеют характерную форму: их по-разному описывают как "наперстковидные", "трубчатые" или "Сиконатные", и они открываются широкими устьями в субгастральное трабекулярное пространство. Их стенки были названы *сетчатой мембраной* из-за того факта, что при консервации только с обычными мерами предосторожности они выглядят как правильная сеть протоплазматических нитей с квадратными ячейками и ядрами в узлах. Это явление недавно нашло объяснение, когда Шульце впервые удалось сохранить ошейниковые клетки гексактинеллидов.^[235] Затем Шульце смог показать, что хоаноциты не соприкасаются друг с другом у своих оснований, где расположены ядра, но сообщаются друг с другом прочными протоплазматическими нитями. Форму хоаноцита можно увидеть на рис. 91.

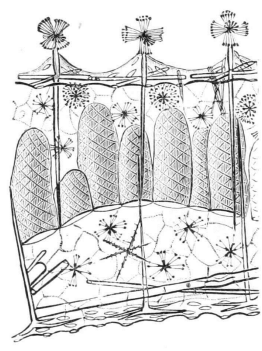


Рис. 90.— Участок стенки тела *Walteria* sp., показывающий наперстковидные жгутиковые камеры, над которыми видна кожная оболочка. (After F. E. Schulze.)

К описанию камеры Шульце Иджима добавил важный вклад в то, что каждая ячейка в ретикулуме функционирует как камерная пора или просопила; и что пороцитов, таких как те, что обнаружены в калькарии, не хватает. Такое строение стенок камер, отсутствие студенистой основы в кожном слое и незначительная степень гистологической дифференцировки в том же слое, добавленные к более очевидному характеру камер в форме наперстка, являются главными архаичными чертами морфологии гексактинид.

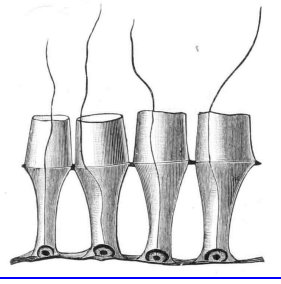


Рис. 91.— Часть участка сетчатой оболочки или стенки камеры *Schaudinnia arctica*, $\times 1500$. (After F. E. Schulze.)

Каркас, поддерживающий мягкие части, как и они сами, прост и неизменен в своих основных характеристиках. Он секретируется склеробластами, которые лежат в трабекулах, и состоит только из одного вида спикул и их модификаций. Это гексактин, спикула с шестью лучами, расположенными вдоль трех прямоугольных осей. Каждый луч содержит осевую нить, которая встречается со своим собратом в центре спикулы, где они вместе образуют осевой крест. Модификации гексактина возникают либо за счет сокращения, либо за счет разветвления, закручивания или расширения одного или нескольких лучей. Формы спикул, возникающие при редукции, называются пентактинами, тетрактинами и так далее, в зависимости от количества оставшихся лучей. Те лучи, которые подавлены, оставляют проксимальную часть своей осевой нити в виде остатка, отмечающего их прежнее положение (рис. 94). Спикулы октактина, по-видимому, составляют исключение из приведенных выше утверждений, но Шульце показал, что они тоже являются всего лишь модификациями гексактина, возникающими в результате (1) разветвления лучей гексактина с последующей (2) рекомбинацией вторичных лучей (рис. 92).

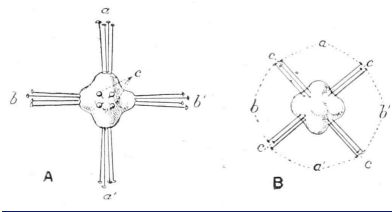


Рис. 92.—А, дискогексактр, в котором четыре слоя a , a' , b , b' , c каждого луча начинаются непосредственно от центрального узелка. В, дискооктактер, образовавшийся в результате перераспределения двадцати четырех слоев А на восемь групп по три. (В честь Шульце, от Делажа.)

Различные спикулы называются, независимо от их формы, в соответствии с их положением и соответствующей функцией. Расположение спикул лучше всего представить с помощью схемы (рис. 93).

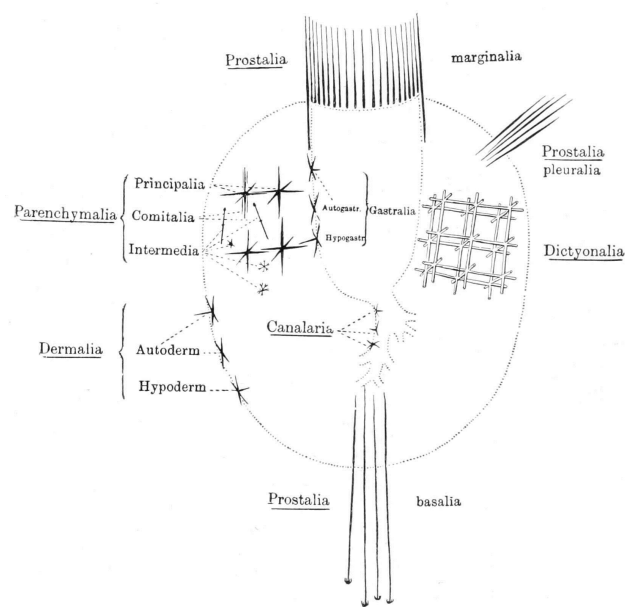


Рис. 93.- Схема, показывающая расположение спикул в скелете гексактинеллид. *Canalaris*, микросклеры в стенках направляющих каналов; *Dermalia Autoderm[alia]*, микросклеры в кожной оболочке; *D. Hypoderm[alia]*, более глубоко расположенные кожные покровы; *Dictyonalia*, паренхиматозные образования, которые сливаются, образуя скелет Dictyonina; *Gastralia Autogastr[alia]*, микросклеры в желудочной оболочке; *Gastralia Hypogastr[alia]*, более глубоко расположенные гастралии; *Основная паренхима*, основные поддерживающие спикулы между камерами; *P. Comitalia*, тонкие диактиновые или триактиновые спикулы, сопровождающие последнюю; *P. Intermedia*, микросклеры между *P. principalia*; *Prostalia*, выступающие спикулы; *P. basalia*, корневые спикулы, от основания; *P. marginalia*, защитные спикулы, вокруг края оскулы; *P. pleuralia*, защитные спикулы, вокруг края оскулы. спикулы с боков. (От Делажа и Эрара, в честь Ф. Э. Шульце.)

Отклонения от этого основного плана структуры гексактинеллид немногочисленны и просты. Они возникают из-за складчатости камерного слоя или изменений формы камер, а также из-за усиления слияния спикул с образованием жестких скелетов. Простое состояние камерного слоя, подобное состоянию молодой губки на рис. 89, встречается также у некоторых взрослых гексактинеллид, например, у *Walteria* из Тихого океана (рис. 90). Таким образом, в этом порядке представлен второй тип системы каналов, описанный среди *Calcarea*. Однако чаще вместо образования гладкого листа камерный слой разрастается в ряд трубчатых дивертикулов, полости которых являются отводящими каналами; они определяют соответствующее количество отходящих каналов, которые лежат между ними. Таким образом, возникает система каналов, напоминающая Калькарею третьего типа. При дальнейшем надавливании образуются вторичные дивертикулы, переходящие в первые, образуется сложная система каналов, как, например, у *Euplectella suberea*.

Возвращаясь к скелету, наиболее полное слияние достигается путем нанесения непрерывной оболочки из кремнезема вокруг расположенных параллельно лучей соседних спикул. Это можно назвать диктиониновым типом соединения, поскольку оно встречается во всех формах, первоначально включенных в термин "Диктионина", в которых цемент откладывается равномерно с образованием спикул. В других случаях соединительные перемычки из кремнезема соединяют спикулы, или может быть соединительная сетка из кремнеземистых нитей, или, опять же, лучи, пересекающиеся косо, могут быть спаяны вместе в точке соприкосновения. Эти более нерегулярные методы встречаются у видов, у которых спикулы свободны при их первом формировании. Спикулы, первоначально свободные, позже могут быть объединены истинно диктиониновым способом. Термины

LYSSACINA и DICTYONINA полезны для обозначения соответственно: первых - всех тех гексактинеллид, у которых спикулы свободны при их первом образовании, а вторых - тех, у которых отложение цементирующего слоя происходит одновременно с образованием спикул. Но термины не указывают на обособленность происхождения обозначаемых ими групп, поскольку есть свидетельства того, что типы диктионина неоднократно производились от типов лизацина и что фактически каждый диктионин когда-то был лизацином.

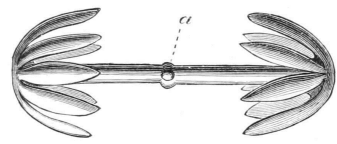


Рис. 94.—Амфидиск, на *a* видны следы четырех недостающих лучей.

Настоящая или естественная расщелина в классе лежит между теми родами, у которых среди микросклер имеются амфидиски (рис. 94, 97), и всеми остальными гексактинеллид, у которых есть гексастеры (рис. 96). Первый набор родов составляет подкласс Amphidiscophora, второй - Hexasterophora.

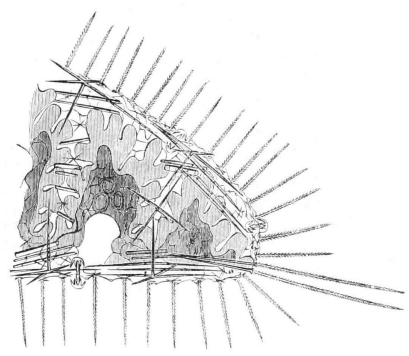
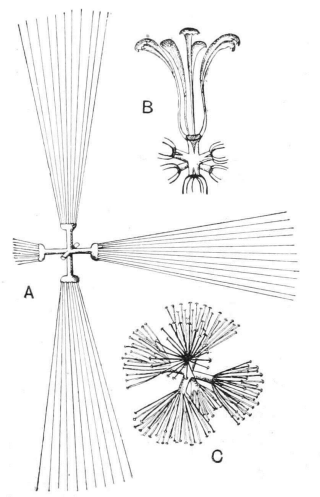


Рис. 95.— Участок стенки тела *гаалонемы* в разрезе, показывающий камеры неправильной формы.

Подкласс 1. Амфидискофоры.—Амфидиски присутствуют, гексастеры отсутствуют. Всегда присутствует пучок корневищных спикул или базалий. Реснитчатые камеры более или менее отклоняются от типичной формы наперстка, а сетчатая мембрана непрерывна от камеры к камере (Рис. 94, 95, 97).



Подкласс 2. Hexasterophora.-Присутствуют гексастеры, амфидиски отсутствуют. Камеры имеют типичную правильную форму и резко отграничены друг от друга (рис. 90, 96).

Все амфидискофоры имеют лизациновый скелет; у гексастерофор встречаются оба типа скелета. Подразделение Hexasterophora определяется наличием или отсутствием беззубчатых спикул. "Унцинатум" - это диактиновая спикула, заостренная с обоих концов и несущая шипы, все направленные к одному концу. Этот метод классификации дает нам полностью диктиониновый отряд, UNCINATARIA, и отряд, состоящий частично из диктиониновых, частично из лизациновых родов, которые можно выделить как ANUNCINATARIA. Яйцеклетки встречаются редко, а личинки, размножающиеся половым путем, - никогда; но Идзима обнаружил скопления археоцитов в изобилии, и его данные свидетельствуют в пользу точки зрения, что они дают начало бесполом путем личинкам, впервые описанным им в этом классе (см. стр. [231](#)).

Оба подкласса представлены в водах Великобритании: Amphidiscophora - *Hyalonema thomsoni* и *Pheronema carpenteri*; Hexasterophora - *Euplectella suberea* и *Asconema setubalense*, и, конечно, возможно, другими.

Hyalonema thomsoni, одна из губок со стеклянными канатами, была выловлена Дикобразом у Шетландских островов на глубине около 550 морских саженей. Веретенообразное тело губки показано на рис. 97. Его длинный корневой пучок продолжается прямо по оси и заканчивается коническим выступом, который окружен четырьмя отверстиями, ведущими в соответствующие отсеки парагастра.

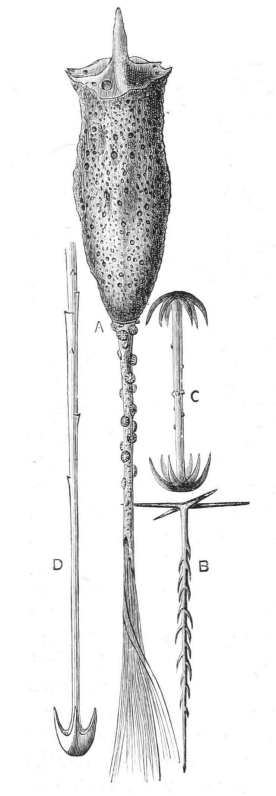


Рис. 97.—*Гиалонема томсона*. **A**, цельный образец с корневым пучком и *эпизоантусовой* корочкой; **B**, pinulus, спикула, характерная для Amphidiscophora, но не свойственная ей, встречающаяся в кожных и желудочных оболочках; **C**, амфидиск с осевым пересечением; **D**, дистальный конец корневой спикулы с крючком. (After F. E. Schulze.)

Корка антозоев рода *Epizoanthus* (стр. 406) на корневом пучке является постоянным признаком у этого, как и у других видов *гиалонемы*. Это способствовало превращению губки в загадку, которая долгое время не поддавалась интерпретации. Самым ранним диагнозом, полученным этим видом, было "Стеклянное растение". Затем считалось, что корневой пучок является частью *Epizoanthus*, который был назван "наиболее ненормальным альционарием с основанием, вставленным в губку"; затем мы слышим о губке, паразитирующей на Морской анемоне. Наконец, было показано, что корневой пучок соответствует губке, которая, однако, изображалась перевернутой, пока некоторые японские коллекционеры не описали естественное положение или то, в котором они привыкли ее находить.

Pheronema carpenteri была обнаружена *молнией* на севере Шотландии на глубине 530 морских саженей. Бокаловидный, с толстыми стенками корпус и широкий, плохо очерченный корневой пучок показаны на рис. 98, но ни один рисунок не может передать блеск его пышных просталий и тонкой кожной сети со звездчатыми узелками через равные промежутки. Базалии двузубые и напоминают якорь.

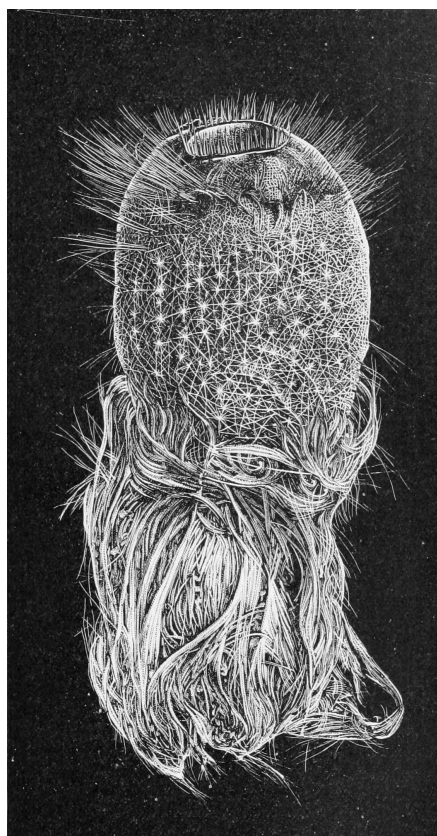


Рис. 98.—*Pheronema carpenteri*. $\times \frac{1}{2}$. (От Уивилла Томсона.)

Оба рода Hexasterophoran были обнаружены на севере Шотландии, и оба соответствуют типу Lyssacine без унцианатов. *Euplectella suberea* представляет собой прямую прямостоячую трубку, прикрепленную пучком базалий. Верхний конец трубы закрыт решетчатой пластиной, перфорации в которой представляют собой оскулы, в то время как балки содержат жгутиковые камеры, так что сито представляет собой просто модифицированную часть стенки. Особенностью этого, как и одного или двух других родственных родов,

является то, что боковые стенки перфорированы oscula. Они называются теменными промежутками и регулярно расположены вдоль спиральных линий, окружающих тело.

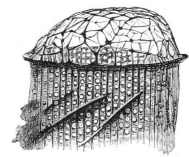


Рис. 99.—Решетчатая пластина *Euplectella imperialis*. (После Иджимы.)

Иджима, который выуживал Эуплектеллид из вод близ Токио, обнаружил, что у молодых особей оскулы ограничены решетчатой пластинкой; пристеночные промежутки являются вторичными образованиями. Основной каркаса является решетка, подобная той, что показана на рис. 100. Слой камеры сильно изогнут. Различные чужеродные виды *Euplectella* представляют собой интересные примеры ассоциации с десятиногим ракообразным, *Spongicola venusta*, пара которых обитает в парагастре каждого экземпляра. Ракообразное светло-розового цвета, самку отличает зеленая завязь, которую можно разглядеть сквозь прозрачные ткани. Не совсем ясно, что получает заключенный и какую плату, если таковая имеется, взимает хозяин.

Иджима рассказывает, что скелет эуплектеллы пользуется большим спросом в Японии для проведения свадебных церемоний. Он также сообщает нам, что японское название означает "Вместе до старости и в одной могиле", в то время как при небольшом изменении оно становится "Омарами в одной клетке", и замечает, что японцы находят это забавным каламбуром.

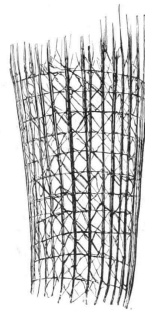


Рис. 100.—Скелетная решетка *Euplectella imperialis*. (После Иджимы.)

Та же *спонгикола* живет парами у *hyalonema sieboldi*. Другим случаем, по-видимому, постоянной ассоциации, являются виды гидроидов, населяющие *Walteria*. Ф. Э. Шульце описывает *Stephanoscyphus mirabilis* (см. стр. 318) у образца *Walteria flemmingi*; присутствие полипа заставляет губку разрастаться в небольшие куполообразные возвышения, каждое из которых укрывает по одному полипу; в то время как у *W. leuckarti* Иджима обнаруживает подобную ассоциацию у каждого исследованного образца.

Ископаемая Гексактинеллида.

Эта группа отличается тем, что включает в число своих лизациновых представителей старейшую известную губку, *Protospongia fenestrata*, кембрийского возраста (Солтер). В сохранившемся виде она состоит из единственного слоя четырехлучевых или, возможно, пятилучевых спикул, которые, расположенные в виде квадратной сетки, поддерживали поверхностный слой губки (рис. 101). Представляет ли окаменелость весь скелет губки или нет, неизвестно.^[236]



Рис. 101.— Часть образца *Protospongia fenestrata* из музея Седжвика, Кембридж. Нат. размер. (В честь Солласа.)

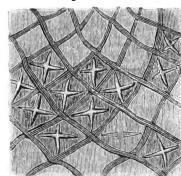


Рис. 102.— Участок внешней поверхности сосальщика, *Acanthoconia barrandeii*, у которого расширенные внешние лучи спикул частично разрушены, обнажая четыре касательных луча под ними, $\times 3$. (После Хинде.)

Необычные **Receptaculitidae**, вероятно, являются ранними лизациновыми формами: они представляют собой окаменелости чашеобразной или блюдцеобразной формы, в изобилии

встречающиеся в силурийских и, прежде всего, в девонских слоях, и были "отнесены, в свою очередь, к сосновым шишкам, фораминиферам, губкам, кораллам, цистидам" и *Tunicata*. Хинде^[237] приводит важные аргументы в пользу сохранения их среди гексактинеллид. Единственными элементами скелета более простых родов, *например, исчадитов*, являются структуры, сравнимые со спикулами гексактинеллид. Поверхность окаменелости представляет собой серию лепешек, образующих правильную мозаику. Каждая пастилка представляет собой расширенный конец одного из лучей спикулы; она скрывает четыре луча в одной плоскости, касательных к стенке чашеобразного ископаемого, в то время как шестой луч выступает вертикально к стенке в полость чашечки. У самого рода *Receptaculites* имеется внутренний слой пластинок, примыкающий к внутренним концам шестых лучей и в настоящее время представляющий проблему. В каждом из лучей присутствует осевой канал — шесть каналов, сходящихся в центре спикулы. Специальные щели между спикулами, по-видимому, служили проходом для течения воды.

Красивые *вентрикулиты*, столь распространенные в мелу и присутствующие в Кембриджских зеленых песках, исторически интересны тем фактом, что они представляют собой ископаемые гексактинеллиды, общие черты и скелет которых были очень подробно описаны Тулмином Смитом задолго до того, как были известны недавние представители группы. Как и у ряда ископаемых видов диктионид, они отличаются перфорацией узлов, характерной чертой, обусловленной тем фактом, что кремнистый нарост, соединяющий спикулы вместе, обрывается, не доходя до центра каждой спикулы, и перекидывается через лучи, образуя каркасный октаэдр. Этот признак редко встречается у современных гексактинеллид, но, как впервые указал Картер, он представлен одной или двумя формами, из которых *наиболее известен Aulocystis grayi* Bwk. Большинство ископаемых гексактинеллид относятся к секции диктионинов, что объясняется большей связностью их скелета. "Диктионину" следует причислить к строителям горных пород юрского и мелового периодов.

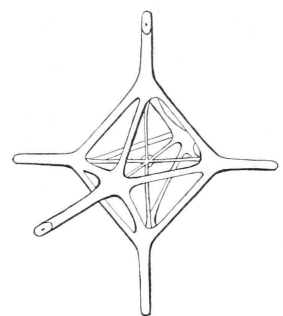


Рис. 103.— Узел скелета *вентрикулитов* из Кембриджских зеленых песков. (В честь Солласа.)

The Octactinellida и Heteractinellida - это два класса, созданные Хиндом^[238] для содержания некоторых малоизвестных губок девонского и каменноугольного периодов, обладающих в одном случае 8-лучевыми спикулами, из которых 6 лучей лежат в одной плоскости, а 2 перпендикулярны этой плоскости; в другом случае спикулами с числом лучей от 6 до 30. Принимая во внимание способ, которым, как известно, у современных гексактинид возникают спикулы октактинов (стр. 200), очевидно, что эти 8-лучевые спикулы можно получить из гексактинов каким-либо аналогичным методом; в то время как типичной спикулой гетерактинеллид является *euaster*. Следовательно, мы можем отнести ископаемые октактинеллиды к классу *Hexactinellida*, а гетерактинеллиды - либо к *Monaxonida*, либо к *Tetractinellida*.

КЛАСС III. ДЕМОСПОНГИИ

Silicispongiae, у которых отсутствуют спикулы триаксонид.

Этот класс достиг наивысшего уровня организации, известного среди Porifera; здесь встречается наиболее эффективный аппарат для выработки тока, а также защитные покровы, прочные связные скелеты и высочайшая степень гистологической дифференцировки, характерная для данного типа.

Соответственно, это наиболее успешная группа, в ее пределах встречается большинство существующих губок. Несколько родов и видов чрезвычайно специализированы, например, *Disyringa dissimilis* (стр. 215). Они, однако, составляют лишь очень небольшой контингент популяции демоспонгов, те виды, которые действительно плодовиты и многочисленны, являются, как и следовало ожидать, менее преувеличенными типами.

Система каналов.—За некоторыми исключениями, можно сказать, что представители Demospongiae продолжили эволюцию системы каналов на той стадии, на которой она была оставлена у *Leucandra aspera* — стадии, которой предковые Demosponges, должно быть, достигли совершенно независимо от Calcarea. Таким образом, эти более простые представители уже наделены преимуществами, относящимися к сферической форме реснитчатой камеры, а также к Рагону (рис. 105), незрелой стадии, заслуживающей внимания как простейшая форма Демоспонга, и, таким образом, отправной точкой для более высоких типов канальной системы. Исключения, упомянутые выше, небезынтересны: это Dendroceratina с сомнительным родством (стр. 220), которые обладают маленькими трубчатыми сиконатными камерами. Они могут рассматриваться либо как имеющие независимое происхождение от других демоспонгий, что делает группу полифилетической, либо, проще говоря, как представляющие наследственное состояние, и в этом случае мы должны рассматривать обладание рагоном сферическими камерами как второстепенный признак. Занимая важное положение, указанное выше, Rhagon заслуживает краткого описания. Это небольшой дискообразный или полусферический корпус, прикрепленный к плоскому основанию. Он содержит центральный парагастр с единственным отверстием на свободном конце. В парагастр непосредственно открываются несколько сферических жгутиковых камер, которые находятся в боковых стенках тела. Базальная стенка парагастра, части его боковых стенок между отверстиями соседних камер и вся наружная поверхность тела покрыты пинакоцитами. Базальную часть губки, в которой отсутствуют камеры, удобно называть гипофарой, верхнюю часть, несущую камеру, - спонгофарой. В некоторых более глубоких клетках кожи спикулы могут уже присутствовать. Таким образом, у рагона система каналов относится ко второму типу, но все взрослые демоспонги продвинулись к третьему типу, и дальнейшая эволюция в этой системе идет в направлении улучшения способа сообщения камер с системой каналов. Связанные с этим изменения идут рука об руку с увеличением объема кожного покрова. Достаточно взглянуть на прилагаемые рисунки, чтобы сразу увидеть связь между этими явлениями. Увеличение кожного слоя (1) значительно уменьшает протяженность просвета отводящих каналов; и (2) приводит к введению узкой трубки или протока между устьем каждой камеры и отводящим каналом. Затем камерная система преобразуется из "эврипиловой" в "афодальную". Когда впадающий канал также открывается в камеру посредством узких трубок, по одной для каждой камеры и называемых "просодусом", система каналов относится к "диплодальному" типу.

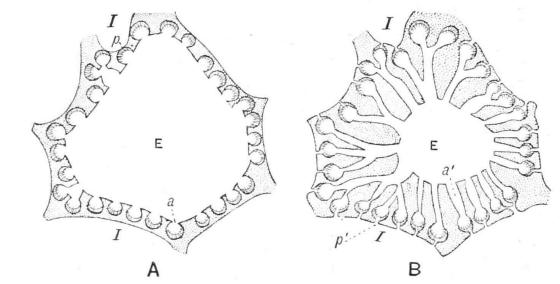


Рис. 104.— Схема (А) эврипиловой и (В) афодальной систем каналов. *a* - Апопил; *a'* - афодус; *E* - отводящий канал; *I* - впадающий канал; *p* - просопил; *p'* - короткий просодус. (В честь Солласа.)

Кора головного мозга.— Все стадии формирования коры головного мозга можно наблюдать у взрослых членов группы. Некоторые виды (например, *Plakina monolopha*, F.E.S.) лишены даже эктосомы, другие имеют простую кожную оболочку (*Halichondria panicea*, *Tetilla pedifera*), а различные другие снабжены корой либо простой структуры, либо с проработкой одной или нескольких деталей. Таким образом, защитный каркас из специальных спикул может присутствовать в коре головного мозга, например, в *Геодии* или, в меньшей степени, в *Тетии*, или может быть множество сократительных элементов, и они могут быть расположены совершенно определенным образом, образуя клапанный аппарат, который будет реагировать на стимулы.

Повсюду среди губок целью создания скелета, по-видимому, была когерентность. Мы видели, как у *Calcarea* и *Hexactinellida* это достигается за счет выделения вокруг отдельных элементов непрерывной минеральной оболочки, известковой в одном случае и кремнистой в другом. Здесь мы имели прекрасный пример достижения одной цели сходными средствами в двух разных группах после их отделения от общего стада и, следовательно, независимо друг от друга. С другой стороны, у демоспонгий та же цель — когерентность — была достигнута двумя новыми методами, каждый из которых отличается от предыдущего: во-первых, спикулы могут быть объединены в нити органическим отложением, спонгином; во-вторых, спикулы могут принимать неправильную форму и тесно срастаться друг с другом, образуя плотные и прочные скелеты. Последний метод характерен для литистидных тетрактинеллид.

Классификация.— Не имеет большого значения, какой схемы классификации мы придерживаемся, поскольку все предложенные до сих пор, по общему признанию, являются более или менее искусственными, а достаточных данных для построения естественной классификации пока нет. Для удобства мы принимаем три подразделения и определяем их таким образом:—

I. TETRACTINELLIDA.—демоспонгии, обладающие четырех- или триеновыми спикулами или литистидными десмами.

II. MONAXONIDA.—демоспонгии, обладающие моноксомом, но не четырехлопастными спикулами.

III. CERATOSA.—демоспонгии, у которых основной скелет сформирован из волокон спонгина. Волокна могут иметь сердцевину из песчинок или посторонних спикул, но не из спикул, присущих губке.

Но в то же время мы допускаем, что некоторые *Ceratosa*, вероятно, произошли от некоторых семейств *Monaxonida*, так что, возможно, у нас есть основания отделить эти семейства *Monaxonida* от остальных и связать их с родственными семействами *Ceratosa* — метод классификации, разработанный Восмаером. Опять же, некоторые *Monaxonida* приближаются к *Tetractinellida*, и мы могли бы вместе с Восмаером объединить их под

названием *Spiculispongiae*. Этот процесс, хотя и имеет то преимущество, что является, по крайней мере, попыткой обеспечить естественную классификацию, требует слишком большого количества допущений при детальном выполнении, чтобы быть полностью удовлетворительным.

Подкласс I. *Tetractinellida*.^[239]

Тетрактинеллиды, по-видимому, лучше всего процветают на умеренных глубинах от 50 до 200 морских саженей, но они довольно многочисленны и на мелководье вплоть до береговой линии, и на большой глубине до линии 1000 морских саженей и за ее пределами. Иногда они свободно лежат на дне, но гораздо чаще прикреплены; фиксация может быть прямой или с помощью укореняющихся спикул; стебель встречается редко. Корневой пучок отличается большим разнообразием, он может представлять собой длинный рыхлый пучок спикул с китовидными головками, как у многих видов *Tetilla*, или массивный клубок, как у *Cinachyra barbata*; в этих случаях губка просто закреплена, так что она находится на уровне поверхности ила; в других случаях, например, *Thenea wyvillei*, корневой пучок состоит из ряда столбиков спикул, которые приподнимают губку. выше уровня ила, в который они опускаются и там переходят в сплошную большую плотную и спутанную массу спикул. Похожее на парашют основание *Tetilla casula* предлагает сравнение с "криноризными" формами некоторых монаксонид (стр. 216).

Таким образом, различаются два порядка:—

I. Хористиды.—Тетрактинеллида с четырехлучевыми спикулами, которые никогда не соединяются в жесткую сеть.

II. Литистиды.—Тетрактинеллида с ветвящимися склерами (десмами), которые могут быть или не быть модифицированными тетрадными спикулами, сочлененными вместе с образованием жесткой сети. Спикулы триены могут присутствовать дополнительно, а могут и не присутствовать.

Отряд I. *Choristida*.

Плакина монолофа из Адриатики и Средиземноморья представляет собой связующее звено между стадией *Rhagon* и другими тетрактинеллид. Хоаносома просто свернута; отчетливой эктосомы нет; камеры эврипилоидные. Скелет состоит из микрокальциев и их производных. Гипофиз хорошо развит. *Плакина*, таким образом, демонстрирует определенное сходство с *Oscarella* (стр. 196), с которой ее объединяет весьма примечательное обладание жгутиковыми пинакоцитами.

Один из видов *тетиллы*, *T. pedifera*, продолжает серию. Складки его хоаносомы более сложные, чем у *P. monolopha*, и их внешние концы соединены между собой тонким слоем эктосом (ср. виды *сикона* среди *Calcarea*); камеры все еще эврипиловые.

Скелет достигает высокого уровня: он включает оксианы и триены, расположенные радиально, и микросклеры (сигматы), разбросанные по всему слою кожи. Британская *Poecillastra compressa* с севера Шотландии, Оркнейских и Шетландских островов находится примерно на той же стадии развития, у нее отсутствует кора и имеются эврипиловые камеры, но это не такой хороший пример, поскольку складки ее хоаносомы запутаны.

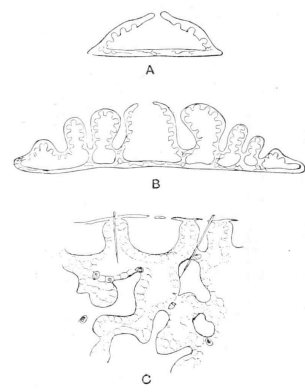


Рис. 105.—Схематические вертикальные разрезы **A**, Rhagon; **B**, Плакина; **C**, *Tetilla pedifera*.

От *T. pedifera* мы переходим к другим видам *Tetilla* и ко всем высшим родам Choristida; они обладают корой не гомологичного происхождения в различных случаях, но, вероятно, должны быть отнесены к одной из двух головок, типичных для *Stelletta* и *Craniella* соответственно (рис. 106).

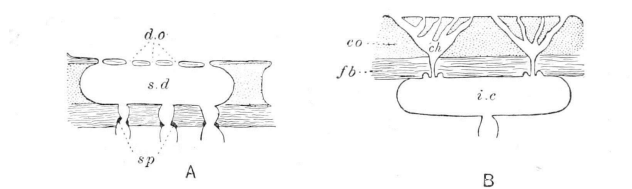


Рис. 106.—**A**, тип краниеллы; **B**, тип звездчатых. *ch*, хрящ; *co*, колленхима; *d.o*, кожные устья; *fb*, фиброзная ткань; *i.c*, межкорткальная полость; *sd*, подкожная полость; *sp*, сфинктер. (В честь Солласа.)

У звездчатых кора возникает в результате центробежного роста кожной мембраны, такой как у *Tetilla pedifera*; у *Craniella* непосредственно из кожной ткани дистальных концов хоаносомных складок.

В обоих случаях конечным результатом после завершения клеточной дифференцировки является кора, либо волокнистая по всей поверхности, либо колленхиматозная в своей наружной части и волокнистая в более глубоких слоях. При звездчатом типе центробежный рост кожной мембраны включает добавление вторичных дистальных участков к концам каналов для вдоха. Это межкорткальные полости или каналы. Их наиболее специализированная форма - "чоне". Хона представляет собой проход через кору головного мозга, выходящий наружу через одно или несколько устьев и сообщающийся с более глубокими частями ингаляционной системы через единственное отверстие, снабженное сфинктером (рис. 106, Б).

У типа краниеллы межкорткальные полости являются частями первичной ингаляционной системы. Они сообщаются с более глубокими его частями с помощью сфинктратных отверстий. Без каких-либо знаний о развитии можно было бы, конечно, предположить, что подкожная полость, пористые сита и сфинктратные проходы краниеллы представляли собой ряд косточек, наружные части которых срослись (рис. 106, А).

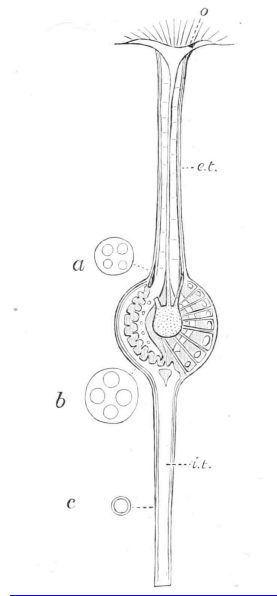


Рис. 107.—Дизиринага разнородная. Схематический продольный разрез губки. $\times \frac{1}{2}$. *a*, *b*, *c*, поперечные срезы на указанных уровнях, показывающие разделение просвета отводящей и впадающей трубок; *e.t.*, впадающая трубка; *i.t.*, впадающая трубка; *o*, osculum. (В честь Солласа.)

Как у *Craniella*, так и у *Stelletta* камерная система является афодальной, и эти роды справедливо можно рассматривать как представителей среднего уровня, достигнутого Tetractinellida. Скелет относится к лучистому типу: типу, который преобладает у Choristida, но который имеет неустойчивое распределение, появляясь в некоторых родах каждого семейства, но не в других. Примером этого является род *Pachymatisma*, из которого у нас есть виды *P. johnstonia* и *P. normani*, обитающие на этих островах; он принадлежит к высокодифференцированному семейству Geodiidae, обладает сложной корой с хонами, но его основной скелет не лучистый.

Disyringia dissimilis примечательна совершенством своей симметрии и отсутствием того множества частей, которое так часто встречается у губок. Он оснащен единственной ингаляционной трубкой и единственным отверстием (рис. 107). До недавнего времени он был единственным, поскольку отверстия для ингаляции ограничивались одной областью. Киркпатрик, однако, теперь описал губку — *Spongocardium gilchristi*^[240] — из Капской колонии, у которой кожные устья сосредоточены в одном сетчатом пятне на противоположном полюсе от единственного зубного щека. У Дизиринага по-прежнему нет компаньонов, обладающих ингаляционной трубкой. Концентрация остий в областях сита происходит снова в *Cinachyra*, каждая губка в этом случае имеет несколько областей для дыхания, также с рассеянными остиями или без них.

Порядок II. Литистиды.

Характерная спикула Lithistida — десма — может быть модифицированным кальтронном (тетракрепидная десма), или она может образоваться в результате роста кремнезема над одноосной спикулой (рабдокрепидная десма) (рис. 110, *q*), или она может быть полиаксонного типа. Вполне вероятно, что группа полифилетична,^[241] и что некоторые из ее представителей должны оставаться связанными с тетрактеинеллидами, в то время как другие должны быть удалены до монаксонид. Формы с тетракрепидными десмами и те формы с рабдокрепидными десмами, которые содержат триены, имеют сродство к

тетрактинеллидам, в то время как формы, обладающие рабдокрепидными десмами, но лишенные триенов, и снова те, у которых десмы полиаксонные, вероятно, являются потомками Monaxonida.

Из-за консистенции скелета литистиды часто встречаются в виде окаменелостей. Наиболее распространенным известным примером является *сифония*.^[242] Как и в случае со многими другими ископаемыми губками, скелет часто заменен карбонатом извести, факт, который ввел в заблуждение некоторых более ранних исследователей, но был установлен исследованиями Солласа и Читтеля.

Подкласс II. Monaxonida.^[243]

Монаксониды обитают по большей части на мелководье, но они также проникают на большие глубины в пропасти, и только экспедицией "Челленджер" было извлечено тринадцать видов с глубин более 2000 морских саженей. В некоторых случаях, например, *Cladorhiza*, *Chondrocladia*, все виды рода могут жить в глубокой воде, в то время как в других род или, опять же, вид может иметь широкий батиметрический диапазон. Так, *Axinella* spp. встречаются на мелководье и на различных глубинах до 2385 морских саженей, *Axinella erecta* - от 90 до 1600 морских саженей, *Stylocordyla stipitata* - от 7 до 1600 и так далее. Симметрия глубоководных форм разительно контрастирует с более неправильной формой их мелководных союзников.^[244] Мелководные виды почти всегда прикреплены непосредственно, у некоторых есть стебель; у глубоководных есть либо длинный стебель, либо какое-то специальное приспособление, спасающее их от погружения в мягкий ил или грязь. Таким образом, глубоководный род *Trichostemma* имеет форму низкого перевернутого конуса, вокруг основания которого выступает длинная краевая бахрома спикул, продолжающая направление сомальных спикул и, таким образом, образующая опорный ободок. Та же форма независимо развилась у *Halicnemis patera*, и приближение к ней у *Xenospongia patelliformis*. Аналогичный и более поразительный случай гомоплазии представляет криноризная форма, которая была достигнута у некоторых видов глубоководных родов *Chondrocladia*, *Axoniderma* и *Cladorhiza*; здесь субшарообразное тело поддерживается вертикальной осью или корнем и завитком толстых отростков, отходящих от него наружу и вниз, и образовано из шиповидных пучков вместе с некоторыми мягкими тканями.

В отряде Monaxonida заметна щель между одним набором родов, обычно кортикальных, и предполагающая по их структуре родство, будь то по происхождению или родительству, с тетрактинеллидами, и вторым набором, обычно некортикативных: последние - *Halichondrina*, первые - *Spintharophora*.

Орден II. Галихондрины.

Мы уже видели типичные примеры *Halichondrina* у *Halichondria panicea* и *Ephydatia fluviatilis*. В пределах *Halichondrina* развитие спонгина достигает максимума среди остроцветных губок, и, соответственно, *Ceratosa* берут здесь свое множественное происхождение (с. 220). У *Halichondrina* спонгин взаимодействует со спикулами для формирования скелета различными способами, но всегда таким образом, чтобы некоторые спикулы оставались голыми или свободными в мякоти. Он может связывать спикулы конец к концу в тонкие сети (как у *Reniera* или *Gellius*) или в нити, иногда достигающие значительной толщины (как

у *Chalina* и других). В некоторых случаях, по-видимому, существует своего рода разделение труда между спикулами и спонгином, причем последний образует основную массу волокна, т.е. Выполняет функции опоры, в то время как спикулы просто окружают его поверхность в качестве защитных органов, делая губку непригодной для употребления в пищу. Волокна, образованные по такому рисунку, называются перистыми и типичны для Axinellidae. Отличительное волокно Ectyopinae представляет собой как бы комбинацию аксинеллид и халининовых типов: роговое волокно, как покрытое спикулами, так и окруженное ими. Спикулы, покрывающие поверхность волокна, называются "эхинизирующими". Всякий раз, когда исследовалось его происхождение, оказывалось, что спонгин является продуктом секреции клеток; в подавляющем большинстве случаев он выделяется на поверхность клетки, и Эванс показал,^[245] по крайней мере, у одного вида *Spongilla*, что спонгиновые волокна непрерывны с тонкой кутикулой на поверхности губки. У *Reniera* spp. происходит любопытный случай образования спонгина в виде внутриклеточного секрета. Несколько сферических клеток, каждая из которых выделяет внутри себя короткий отрезок волокна; затем они располагаются рядами, ориентируясь таким образом, что содержащиеся в них стержни ложатся конец к концу в одну линию. Затем стержни срастаются и образуют непрерывные нити; ячейки уменьшаются в ширину, в конечном счете оставляя волокно свободным.^[246]

Порядок II. Спонтарофоры.

Эти кортикальные формы дополнительно характеризуются расположением их мегасклеров, которое обычно, как и у большинства тетрактинеллид, радиальное или приближающееся к радиальному. Микросклеры, когда они присутствуют, представляют собой некоторую форму астры. Кора напоминает кору Tetractinellida, и В. Ленденфельд описал хоны у *Tethya lyncurium*.^[247]

Наличие вышеуказанных точек сходства между Spintharophora и Tetractinellida наводит на мысль о взаимосвязи между двумя группами в качестве ее причины. Оценивая эту возможность, нам приходят в голову следующие размышления. Кора существует в различных независимых ветвях Tetractinellida. По всей вероятности, у каждого из них была разная филогенетическая история — почему бы тогда и не у этих Monaxonida? В пределах отдельных родов Tetractinellida некоторые виды являются кортикальными, другие - нет, о чем свидетельствует *тетилла*. Значение коры головного мозга для целей классификации может быть легко переоценено. Если мы хотим поддерживать связь между этими двумя группами, мы должны основывать наш аргумент на сочетании сходных признаков в каждой из них.

Род *Proteleia*^[248] интересен своими тонкими, похожими на виноградную лозу спикулами, которые выступают за пределы радиально расположенных кортикальных спикул и имитируют настоящие анатриены мельчайших размеров. О том, что они не являются анатриенами, свидетельствует отсутствие осевой нити в их оболочке. Неудивительно, что форма спикулы такой очевидной полезности, как анатриена, возникает не один раз.

Исключительный интерес из-за своей скучной привычки представляют Clionidae. Как осуществляется процесс растачивания, неизвестно; предполагалось наличие кислоты в тканях, но поиски были тщетны. Кусочки твердого вещества, удаляемые активностью губки, выходят через щель и имеют фиксированную форму^[249] (рис. 108).

Как бурильщики в устричных раковинах, Clionidae могут считаться вредителями, имеющими практическое значение, а на некоторых побережьях они даже разрушают скалы, проникая на глубину нескольких футов и заставляя их крошиться.^[250]

Однако губки как агенты изменения лица земли фигурируют не только как разрушители. Напротив, было подсчитано^[251], что скелеты губок могут со значительной скоростью давать начало слоям кремневых конкреций; фактически, оказывается, что такого короткого периода, как пятьдесят лет, достаточно для образования слоя кремней из одних только скелетов губок.

Suberites domuncula хорошо известен своим постоянным симбиозом с крабом-отшельником. Молодая губка оседает на моллюске или другой раковине, в которой обитает *пагурус*, и постепенно обволакивает ее, становясь очень массивной и полностью скрывая раковину, однако не закрывая рот. Это отверстие всегда остается открытым наружу, каким бы большим ни был рост губки, перед ним оставляют трубчатый проход, который продолжает просвет раковины и сохраняет ее спиральное направление. Когда краб становится слишком большим для панциря, он просто немного продвигается по этому проходу. Панцирь никогда не поглощается, как когда-то предполагалось.^[252] Краб, помимо того, что ему обеспечен постоянно растущий дом и, таким образом, он избавлен от больших опасностей, связанных со сменой места обитания, постоянно извлекает выгоду из укрытия и защиты, обеспечиваемой массивной губкой; последняя, в свою очередь, переносится крабом на новые места.

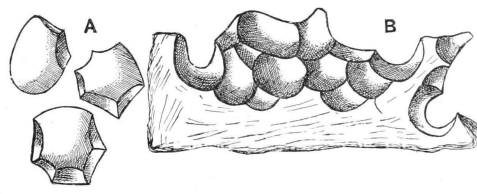


Рис. 108.—А, известковые частицы, отделенные *Клионой*; В, вид галерей, вырытых Губкой. (После верхнего поста.)

Фикус фикулина иногда, подобно *S. domuncula*, встречается в симбиозе с *пагурусом*, но постоянство ассоциации в данном случае отсутствует. Губка имеет несколько метампов, один из которых, благодаря своей форме, похожей на инжир, дал ей свое название.

Подкласс III. Цератоза.

Цератозы представляют собой совокупность конечных побегов, срезанных с ветвей дерева монаксонид. Таким образом, они являются родственными формами, но многие из них более тесно связаны со своими родственниками-монаксонидами, чем со своими коллегами в своем собственном подклассе.

Роды *Aulena* и *Phoriospongia*, отнесенные В. Ленденфельдом к *Ceratos*, а Минчином - к *Monaxonida*, каждый по-своему показывают, насколько тесна связь между этими двумя подклассами.

Aulena обладает в своих более глубоких частях скелетом из арениевых спонгиновых волокон, фактически типичным кератозным скелетом; но он продолжается скелетом в

более поверхностных частях, который состоит из спонгиновых волокон, покрытых спикулами, присущими губке, и точно сопоставим с эктиониновыми волокнами некоторых Monaxonida.

Фориоспонгия, что касается ее основного скелета, представляет собой типичную цератозную губку с волокнами арениферного типа, но в мякоти у нее нет сигм.

Подкласс ограничен мелководьем, ни одна роговая губка не была извлечена с глубин, превышающих 410 морских саженей.^[253] Наибольшее количество встречается на глубинах от 10 до 26 морских саженей.

У большинства цератоз скелетные волокна однородны, образованы concentрическими пластинками спонгина, отложенными оболочкой спонгобластов вокруг нитевидной оси. В других, однако, ось достигает значительного диаметра, образуя своего рода сердцевину волокна, которая затем распознается как неоднородная. В одном или двух случаях некоторые из спонгобластов гетерогенного волокна включаются в волокно между спонгиновыми пластинками. *Иантелла* - наиболее известный пример, в котором это происходит.

Цератозы подразделяются на Dictyoceratina и Dendroceratina, отличающиеся, как следует из их названий, природой скелета — сетчатые, со множеством анастомозов, у одного; древовидные, без анастомозов между ветвями, у другого.

Диктиоцератины содержат гораздо большее количество цератоз. Они делятся на два основных семейства, Spongidae и Spongelidae, оба представлены в британских водах. Губчатые характеризуются зернистым измельченным веществом и системой афодальных камер; губчатые - прозрачным измельченным веществом и мешковидными эврипиловыми камерами.

Губка для ванн, *Euspongia officinalis*, относится к семейству губчатых. Лучшие сорта поступают с Адриатического моря, более грубые - с Далматинского и североафриканского побережий Средиземного моря, с Греческого архипелага, из Вест-Индии и из австралийских морей. Более мягкие виды рода *Hippospongia* также являются источником несколько неполноценных губок для ванн.

Среди дендроцератинов, *дарвинелла* уникальна и вызывает предположения тем, что обладает изолированными спонгиновыми элементами, напоминающими по своей форме спикулы триаксона.

Ключ к британским родам губок.

(извест [2](#)
1а ков
,) ый
скел
ет
(скелет [6](#)

б крем
) нист
ых
(скелет [53](#)
в рого
) вой
или
бесп
латн
о без
шип
ов
(скелет [55](#)
г отсу
) тств
ует,

2 (а) гастра [3](#)
льны
й
слой
непр
ерыв
ный

(б) гастра [4](#)
льны
й
слой
диск
ретн
ые,
замк
нуты
е в
каме
рах

3. (а) равност *Clathri*
оронн *na*
их
triradi
ate
систе
м
(б) Triradiat *Leucos*
е *olenia*
систе
м всех
алате

(а) трубчат [5](#)

4.

ых
камер,
радиал
ьно
распол
оженн
ыми

(б)

камер
сферич
еских,
неравн
омерно
разбро
саны

*Leuca
ndra*

5.

(а)

пучки
охеа
te
шип
икам
и на
конц
ах
каме
р

*Сыцу
н*

(б)

Oxeate
Спик
ул
лежа
прод
ольн
о в
коре

Уте

6.

(а)

все
спи
кул
ы
hexr
adia
te
или
Спи
кул
лег
ко
выв
оди
тся
из

7

	hexr		
	adia		
	te		
	тип		
(б)	некот	10	
	оры		
	е из		
	Спи		
	кул		
	calt		
	hro		
	ps		
	или		
	tria		
	ene		
	s		
(с)	Mega	15	
	scle		
	res		
	одн		
	оос		
	ный		
7.	(a)	Amphidi	8
		scs	
		присут	
		ствую	
		щие	
	(б)	Amphidi	9
		scs	
		отсутс	
		твует	
8.	(a)	болеть	<i>Hyalo</i>
		Спик	<i>nema</i>
		ул	<i>thoms</i>
		четко	<i>oni</i>
		опред	
		еленн	
		ый	
		пучок	
		;	
		четы	
		ре	
		отвер	
		стия,	
		веду	
		щего	
		в	
		полос	

	ть	
	желу	
	дка	
(б)	болеть	<i>Phero</i>
	клок	<i>nema</i>
	дифф	<i>carpe</i>
	узн	<i>nteri</i>
	й;	
	губка	
	овал;	
	oscul	
	um	
	один	

9.	(а)	трубча	<i>Euplecte</i>
		тые	<i>lla</i>
		губк	<i>suberea</i>
		и,	
		кожн	
		ого и	
		кише	
		чног	
		о	
		пину	
		ли	
		отсут	
		ству	
		ют	

(б)	губки	<i>Asconet</i>
	широ	<i>a</i>
	ко	<i>трансп</i>
	откр	<i>ортные</i>
	ытые	
	чашк	
	и;	
	кожн	
	ого и	
	кише	
	чног	
	о	
	пину	
	ли	
	наст	
	оюще	
	е	

10.	(а)	Tetractine	<i>Derc</i>
		спикулу,	<i>itus</i>
		в	<i>buck</i>
		антиква	<i>land</i>

рном *i*
 магазин
 е или
 triaene с
 коротки
 ми
 rhabdom
 е;
 microscle
 ге с
 колючка
 ми
 microхеа
 (6) Triaenes с 11
 полност
 ью
 развито
 й
 rhabdom
 е

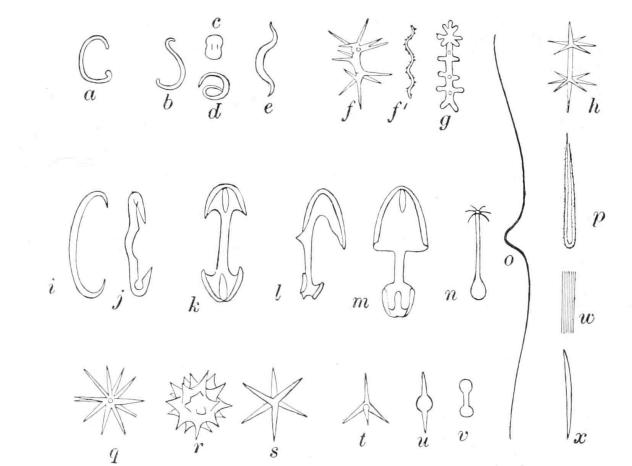


Рис. 109.—Микросклеры Demospongiae. *a, b*, Сигмаспиры, видимые в разных направлениях; *c, d*, бипоциллы, видимые в разных направлениях; *e*, токспир; *f, f'*, spiraster; *g*, sanidaster; *h*, amphiaster; *i*, сигма; *j*, диацистра; *k*, изохела; *l, m*, анизохеллы, видимые в разных направлениях; *n*, кладотиль; *o*, токса; *p*, щипцы; *q*, oxyaster; *r*, spheraster; *s*, oxyaster с 6 актинами; *t*, еще один с 4 актинами; *u*, еще один с лучами, редуцированными до двух (centrotylote microхеа); *v*, tylote microrhabdus; *w*, trichodragmata; *x*, oxeate microrhabdus или microхеа.

(М С
 i r
 c a
 r ni
 o el
 s la
 c ч
 l e
 e p

r *e*
e *n*
s *a*

s
i
g
n
a
t
a

(S [1](#)
(i [2](#)
) g
n
a
t
a

o
т
с
у
т
с
т
в
у
е
т
,

а
с
т
р
ь

п
р
и
с
у
т
с
т
в
у
е

T

(a) M *p*
i *o*
c *e*
r *ci*
o *ll*
s *a*
c *st*
l *r*
e *a*
r *c*
e *o*
s *m*
p
B *re*
K *ss*
Л *a*
K
Ч
a
K
T

S
P
i
r
a
s
t
e
r
s
(6) M 1
i 4
c
r
o
s
c
l
e
r
e
s

B
K
Л

к
ч
а
к
т

с
т
е
р
р
а
с
с
т
е
р
с

(с) М [1](#)
[3](#)

и
с
р
о
с
с
л
е
р
е
с

в
к
л
к
ч
а
к
т

е
и
а
с
т
е
р
с
:

с

p
i
r
a
s
t
e
r
s

и

s
t
e
r
r
a
s
t
e
r
s

о
т
с
у
т
с
т
в
у
е
т

13. (a) д *St*
в *el*
а *le*
tt
в *a*
и
д
а

е
и
а
s
t

е
г

н
а
с
т
о
я
щ
е
е

(6) М *St*
і *ry*
с *p*
г *h*
о *n*
s *u*
с *s*
l *p*
е *o*
г *n*
е *d*
s *er*
os
в *u*
к *s*

л
ю
ч
а
ю
т

е
и
а
s
t
е
г

и

s
а
n
і
d

a
s
t
e
r

и
л
и

a
n
p
h
i
a
s
t
e
r

14. (a) М Р
i ac
c h
r y
o m
s at
c is
l m
e a
r jo
e h
s ns
to
в ni
к a
л
ю
ч
а
ю
т

m
i
c
r
o
r
h

a
b
d
i
(б) М *C*
i *yd*
с *o*
г *ni*
о *u*
s *m*
с *M*
l *u*
е *л*
г *л*
е *ep*
s *u*

в
к
л
ю
ч
а
ю
т

в

с
е
б
я

м
н
о
г
о

п
р
о
с
в
е
ч
и
в
а

е
т
с
я

е
и
а
s
t
е
r
s

15. (a) н 1
е 6

к
о
т
о
р
ы
е

и
з

m
i
с
г
о
s
с
l
е
г
е
s

а
с
т
р
ы

(б) М 1
и 7
с
г
о

s
c
l
e
r
e
s

o
t
c
y
t
c
t
v
y
ю
т
,

и
л
и

н
е

а
с
т
р
ы

16. (a) с *T*
к *et*
е *h*
л *y*
е *a*
т

и
з
л
у
ч
а
т
ь
;

а
с
т
р
ы

и
з

б
о
л
е
е

ч
е
м

о
д
н
о
г
о

т
и
п
а

(6) к *H*
о *y*
р *m*
к *e*
о *d*
в *es*
ы *m*
е *ia*

г
у
б
к
и
;

а
с

т
р
ь

о
д
н
о
г
о

в
и
д
а

т
о
л
ь
к
о

(с) с *A*
к *xi*
е *n*
л *el*
е *la*
т *C*
П
в *П.*

о
л
о
к
н
и
с
т
ь
й

17. (a) М *D*
е *es*
г *m*
а *a*
с *ci*
с *d*
л *o*
е *n*
г

e
s

B
c
e

d
i
a
c
t
i
n
a
l
;

c
h
e
l
a
e

н
а
с
т
о
я
ш
е
е

(6) М [1](#)
[8](#)

е
g
a
s
c
l
e
r
e
s

B
c
e

d
i
a
c
t
i
n
a
l
;

c
h
e
l
a
e

o
t
c
y
t
c
t
в
у
е
т

(C) н [1](#)
[9](#)

к
о
т
о
р
ы
е

и
л
и

в
с
е

п
е

g
a
s
c
l
e
r
e
s

m
o
n
a
c
t
i
n
a
l

18. (a) с 5
р 6
е
д
а

о
б
и
т
а
н
и
я

п
р
е
с
н
а
я

в
о
д
а

(б) м 2
е 2

с
т
о

о
б
и
т
а
н
и
я

м
о
р
с
к
и
х

19. (a) М *A*
е *c*
g *a*
а *r*
s *n*
с *us*
l
е
г
е
s

в
к
л
ю
ч
а
ю
т

с
l
а
d
о
t
у
l

е
s
(6) М *Pl*
е *o*
g *c*
a *a*
s *m*
с *ia*

l

е

г

е

s

в

к

л

ю

ч

а

ю

т

г

а

н

т

е

л

ю

и

л

и

к

о

л

б

а

с

а

-

о

б

р

а

з

н

ы
й

с
п
и
к
у
л
,

о
б
р
а
з
у
ю
щ
и
х

о
с
н
о
в
н
о
й

р
е
т
и
к
у
л
у
м
а

(с) М 2
і 0
с
г
о
s
с
l
е

г
е
с

в
к
л
ю
ч
а
ю
т

b
i
p
o
c
i
l
l
i

(A) M *H*
i *a*
c *m*
r *a*
o *c*
s *a*
c *nt*
l *h*
e *a*
r
e
s

в
к
л
ю
ч
а
ю
т

d
i
a
n
c
i

s
t
r
a
(e) M *F*
e *or*
g *ce*
a *pi*
s *a*
c
l
e
r
e
s

в
к
л
ю
ч
а
ю
т

п
и
н
ц
е
т
(Ф) с *H*
к *y*
е *m*
л *er*
е *a*
т *p*
hi
ф *a*
о
р
м
и
р
у
е
т
с
я

и
з

и
з
о
л
и
р
о
в
а
н
н
ы
х

m
о
п
а
с
t
i
n
е
s

в
е
р
т
и
к
а
л
ь
н
о

р
а
з
м
е
щ
е
н

(Г) н [2](#)
и [1](#)

о
д
и
н

и
з

у
к
а
з
а
н
н
ы
х

в
ы
ш
е

о
с
о
б
е
н
н
о
с
т
е
й
,

п
р
е
д
о
с
т
а
в
л
е
н

н
о
й

20. (а) с *I*
к *o*
е *p*
л *h*
е *o*
т *n*

в
о
л
о
к
н
а

н
е

и
г
л
и
с
т
ы
е

(б) с *P*
к *o*
е *ci*
л *ll*
е *o*
т *n*

в
о
л
о
к
н
а
,

и
г
л
и

с
т
ы
е

21. (a) с 2
к 8

е
л
е
т
а

с

е
с
h
i
n
a
t
i
n
g

с
п
и
к
у
л

(б) с 3
к 0

е
л
е
т

с
е
з

е
с
h
i
n
a
t

i
п
g

С
п
е
к
у
л

22. (a) S 2
р 3
о
п
g
і
п

о
б
и
л
ь
н
ь
е

(б) S 2
р 5
о
п
g
і
п

м
и
з
е
р
н
а
я

23. (в) в 2
о 4
л
о
к
н

О

Н

е

И

Г

Л

И

С

Т

Ъ

е

(6) В *Di*

О *pl*

Л *o*

О *de*

К *m*

Н *ia*

а

,

И

Г

Л

И

С

Т

Ъ

е

24. (В) В *C*

О *h*

Л *al*

О *in*

К *a*

Н

О

С

О

Д

Н

О

Й

О

С

е
в
о
й

с
е
р
и
и

С
п
и
к
у
л

(б) в *P*
о *a*
л *c*
о *h*
к *yc*
о *h*
н *al*
in
с *a*

м
н
о
г
о
ч
и
с
л
е
н
н
ы
м
и

ш
и
п
и
к
а

м
и

р
а
с
п
о
л
о
ж
е
н
ы

р
о
л
у
с
е
г
и
а
л
л
у

25. (a) М [2](#)
и [6](#)
с
г
о
с
л
е
г
е
с

о
т
с
у
т
с
т
в
у

Ю
 Т
 ,
 (6) М 2
 и 7
 с
 г
 о
 с
 л
 е
 г
 е
 с

 с
 и
 г
 м
 а
 т
 а

 и
 /
 и
 л
 и

 Т
 о
 х
 а

(a) с *H*
 26. ¹ *al*
 [€] *ic*
 ^J *h*
 [€] *o*
 ¹ *n*
 ^d *d*
 ¹ *ri*
 ^y *a*
 ¹
 ²
 ¹
 ¹
 (6) с *R*

Р е
€ ni
J er
€ a
Т

С
€
Т
ч
д
Т
С

27. (a) ц О
е ce
д а
р n
а а
pi
и а

с
в
и
ш
е
в
о
й

п
р
и
д
а
т
к
о
в

н
а
с
т
о
я
ш
е
м

;

и
и
с
г
о
с
с
л
е
г
е
с

с
и
г
и
а
т
а

(Б) б Г
е е
з Л
Л
к О
о й
ж
у
р
ы
;

к
а
р
к
а
с

с
е
т
ч
а
т
ы
е

;

и

и

с

г

о

с

с

л

е

г

е

с

с

и

г

и

а

т

а

и

/

и

л

и

Т

о

х

а

28. (а) с [2](#)
к [9](#)
е
л
е
т

в

з
а
м
е
ш
а
т

е
л
ь
с
т
в
е

и
л
и

с
ф
о
р
м
и
р
о
в
а
н
н
ы
х

п
а
ч
е
к

С
п
и
к
у
л

с

е
с
h
i
n
a
t

i
n
g

к
о
л
ю
ч
к
а
м
и

с
т
и
л
е
й

(б) с 4
к 5

е
л
е
т

в
о
л
о
к
н
и
с
т
ы
й

и
л
и

с
е
т
ч
а
т

Ы
Й
,

И
Л
И

Ф
О
Р
М
И
Р
О
В
А
Т
Ь
С
Я

И
З

Н
Е
С
К
О
Л
Ь
К
И
Х

С
Т
О
Л
Б
Ц
О
В

(В) с 5
к 2
е
л
е
т

о
б
р
а
з
о
в
а
н

п
л
о
т
н
о
й

ц
е
н
т
р
а
л
ь
н
о
й

о
с
и
,

и

с
т
о
л
б
ц
ы

о
т
х
о

Д
я
ш
и
м
и

о
т

н
е
е

д
о

п
о
в
е
р
х
н
о
с
т
и

29. (a) с *П*
п *и*
и *ф*
к *е*
у *й*
л
ы

и
з

е
с
т
о
с
о
п
е

с

т
и
л
и

(б) с *Cl*
п *at*
и *h*
к *ri*
у *ss*
л *a*
ы

и
з

е
с
t
о
s
о
m
е

о
х
е
а
s

и
л
и

о
т
с
у
т
с
т
в
у
е
т

(с) Г *S*
л *p*
а *a*
в *ni*

н о
ы pl
й о
n

с
к
е
л
е
т

в

з
а
м
е
ш
а
т
е
л
ь
с
т
в
е
.

О
с
о
б
ы
й

э
к
т
о
с
о
м
н
ы
й

с
к
е

л
е
т

о
т
с
у
т
с
т
в
у
е
т

30. (a) М [3](#)
е [1](#)
г
а
с
к
л
е
р
ы

х
о
а
н
о
с
о
м
ы
,

н
е

о
т
л
и
ч
а
ю
ш
и

е
с
я

о
т

м
е
г
а
с
к
л
е
р
о
в

э
к
т
о
с
о
м
ы

х
о
а
н
о
с
о
м
ы
,

(б) М 3
е 2
г
а
с
к
л
е
р
ы

О
Т
Л
И
Ч
А
Ю
Ш
И
Е
С
Я

О
Т

М
Е
Г
А
С
К
Л
Е
Р
О
В

Э
К
Т
О
С
О
М
Ы

31. (a) О 3
Т 3
С
У
Т
С
Т
В
У
К
Т

Ч

е
л
ы
.
ч
е
л
ы

(б) П 4
р 4

и
с
у
т
с
т
в
у
к
т

32. а) Т *T*
р *e*
и *d*
х *a*
о *n*
д *i*
р *a*
а
г
м
а
т
а

п
р
и
с
у
т
с
т
в
у
е
т

(b) Т 4

р [2](#)

и

х

о

д

р

а

г

м

а

т

а

о

т

с

у

т

с

т

в

у

е

т

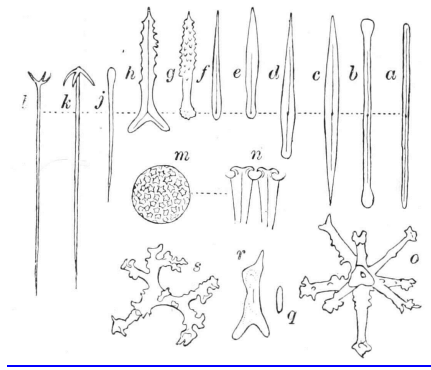


Рис. 110.—Мегасклеры. *a-l* и *q-s*, модификации типа monaxon. *a*, Strongyle; *b*, tylote; *c*, oxea; *d*, tylotoxea; *e*, тилостиль; *f*, стиль; *g*, тилостиль с шипами; *h*, сагиттальный триод (форма триаксона, производная от monaxon); *j*, окситилот; *k*, анатриен; *l*, протриен; *m*, стеррастер (полиаксон); *n*, радиальный разрез внешней части *m*, показывающий два актина, спаянных вместе промежуточным кремнеземом; *o*, десма аномокладиновой литистиды (полиаксон); *q*, крепидиальный стронгил, основа десмы рабдокрепидных литистид; *r*, молодая форма рабдокрепидных десм, показывающая крепидиальный стронгил, покрытый последовательными слоями кремнезема; *s*, рабдокрепид десма.

С [3](#)

к [4](#)

е

л

е

т

с

е

т

ч

а

т

ь

й

у

л

у

е

с

л

с

к

е

у

с

т

ь

й

С 3
к 7
е
л
е
т

к
з
л
у
ч
а
е
т

к
л
к

Г
а
с
с
е
к
в
а
е
т
с
я

С ***K***
к ***в***
е ***а***
л ***з***
е ***и***
т ***л***
л
с ***и***
н
Г ***а***
а
с
х
с
л
я
п
к

м
и
с
я

в
с
л
с
к
е
а
м
и
,

с
с
г
а
з
у
и
л
и
м
и

с
е
т
к
у
,

а

д
г
у
г
и
е

п
е
г
е
с
е

к
а
и
т

к
х

п
с
д

п
ґ
я
м
ь
м

у
г
л
с
м

Без 3 (
микро 5 b
оскл)
ер
сигм D
атич є
ески s
е г
микро а
оскл с
еры є
и/ил l
и l
токс а
а с
или
без
trich
odra
gmat
а

(а) Г 3
у 6
с

к

а

е

е

е

ї

с

с

с

ї

а

з

е

с

ѣ

ѣ

л

ѣ

е

с

ї

с

е

к

с

с

с

ї

а

з

е

с

ѣ

д

с

ї

м

е

(б) Γ *H*

у *y*

с *m*

к *e*

а *n*

i

е *a*

^e *ci*
d
^в *o*
^e *n*

^e
Г
с
с
с
Г
а
з
Е
с
ѣ

ѣ
Л
ѣ

в
с
Г
с
Е
к
с
с
с
Г
а
з
Е
с
ѣ

д
с
Г
м
в

36. (a) М Φ
^e *a*
^г *к*
^а *e*
^с *л*
^к *л*
^л *и*
^e *я*

р
ь

т
о
н
к
и
е

и

и
с
к
р
и
в
л
е
н
н
ь
е

(b) М *Т*
е *р*
г *а*
а *с*
с *о*
к *з*
л *и*
е *я*
р
ь

н
е
с
к
о
л
ь
к
о

т
о
л
с

т
ь
е
,

н
е

с
к
р
у
ч
е
н
н
ь
е

37. Сигм Б (
(а) атит ь б
прис э)

утств м
ует, м
скеле э

т
дифф
узы
й

(в) С 3
ь 8

г
м
э
т
е

с
т
с
у
т
с
т
е
у
е
т

(а) С 3

38. $\mathbb{P}$ [9](#)

$\in$

J

$\in$

$\mathbb{T}$

$\mathbb{C}$

$\mathbb{C}$

J

$\in$

$\in$

$\mathbb{P}$

J

$\mathbb{P}$

$\mathbb{N}$

$\in$

$\mathbb{P}$

$\in$

$\in$

J

$\mathbb{Y}$

$\mathbb{P}$

$\in$

$\mathbb{C}$

$\mathbb{C}$

$\mathbb{P}$

$\mathbb{Z}$

$\mathbb{Z}$

$\mathbb{P}$

$\mathbb{E}$

$\mathbb{P}$

(6) $\mathbb{C}$ κ

$\mathbb{P}$ $\mathcal{L}$

$\in$ $\mathcal{U}$

J $\mathcal{O}$

$\in$ $\mathcal{H}$

$\mathbb{T}$ $\mathcal{A}$

$\mathcal{J}$

$\mathbb{P}$

$\mathbb{Q}$

$\mathbb{Q}$

$\mathbb{Y}$

$\mathbb{Z}$

$\mathbb{P}$

$\mathbb{E}$

i

;

39. (a) Γ Γ
 γ a

 $y \quad a$ $\epsilon \mathcal{L}$ $\mathbb{F} \quad \mathcal{U}$ ε_K
$$H$$
 $\ell \quad e$ $\mathbb{I} \quad \mathcal{M}$ ϵ_u $\mathbb{F}_R$

C

F

↓

 $\mathcal{I}$

F

 ε

5

C

F

I

2

€

F

C

i

€

2

 Σ

I

C

N

C

 $\mathbf{i}$

(6) Γ 4

y 0

€

F

2

N

 ε

C

C

1

E
 F
 C
 S

I
J
I

C
T
F
I
F
J
F
C
S

€
€
€

F
 F
 C
 E
 F
 C
 F

Ε
Σ
Χ
Ι
C
Ν
Ε

40. (a)

Γ	Π
y	<i>o</i>
ѣ	<i>л</i>
ч	<i>и</i>
а	<i>м</i>
т	<i>а</i>
с	<i>с</i>
е	<i>т</i>
	<i>и</i>
т	<i>я</i>
е	

Л

С

Е

Ь

Т

Я

Е

У

Т

С

Е

М

а

М

М

С

С

С

Г

а

З

Е

Ь

е

Е

Ь

С

Т

У

П

Ь

(b) 6 [4](#)

е [1](#)

З

М

а

М

М

С

С

С

Г

а

З

Е
Ь
Х

Е
Ь
С
Т
У
П
С
Е

41. а) М С
и у
к б
р э
о р
с и
к т
л ы
е
р
ь

о
т
с
у
т
с
т
в
у
к
т
.

т
и
л
о
с
т
и
л
ь

м
е

г
а
с
к
л
е
р
ь

с
о

с
т
и
л
я
м
и

и
л
и

б
е
з

н
и
х

(b) М *F*

и *i*

к *c*

р *u*

о *li*

с *n*

к *a*

л

е

р

ь

п

е

н

т

р

о

т
и
л
о
т
и
р
у
к
т
.

л
е
г
а
с
к
л
е
р
о
в
ь
е

с
т
и
л
и

и
л
и

т
и
л
о
с
т
и
л
ь

42. (а) X [4](#)
с [3](#)
э
т

C

C

C

N

F

E

E

N

E

I

Z

C

F

J

E

F

E

I

J

Z

L

F

F

E

(6) X *D*

C *e*

Z *n*

F *d*

C *o*

C *r*

C *y*

N *x*

F

E

E

N

E

I

Z

C

F

J

E

F

E

С

І

Ѧ

Г

Ѥ

Ѧ

Ѧ

43. (a) М Л

Ѧ *u*

Ѧ *c*

Ѧ *c*

С *o*

С *∂*

Ѧ *e*

Ј *h*

Є *∂*

Ѧ *o*

Ѧ *p*

u

Ѧ *κ*

Є *c*

Ј

Ѧ

Т

Ѧ

Ѧ

Є

Ѧ

Ѧ

С

Ѧ

Г

Ѧ

Ѧ

Ѧ

Т

Ѧ

Ѧ

Є

С

Ѧ

Ѧ

Є

Г

Ѧ

Ѧ

Ѧ

€
Г
Р
С

С
Л
Р
Р
В
Р
С
Е
С
Г
С

Г
В
В
М
€
Г
В

(b) Ч И
€ В
Л е
Р З
Р и
, Я

€
С
Л
Р

С
Р
Р

Г
Г
Р
С
У
Т
С
Т
Е

y

h

t

,

m

€

f

E

L

€

C

k

r

M

g

T

k

v

€

C

F

k

x

44. (a) I *E*
s *s*
o *p*
c *e*
h *ri*
e *o*
l *p*
a *si*
e *s*
(b) A *E*
n *s*
i *p*
s *e*
o *r*
c *e*
h *ll*
e *a*
l
a
e

45. (a) B [4](#)
c [6](#)
J

C
F
F
2

V
J
V

C
T
C
J
C
V
F
V

T
E
T
V
C
T
E
E

(b) B 4
C 7

J
C
F
F
2

V
J
V

C
T
C
J
C
V
F
V

3
F

Т
У
С
Е
У
Е
Э

46. Мик О (
(а) роск Е b
леры Е)
тоха l

i
t
э
s
Е
с
r
ё
i
э

Мик А
роск ы
леры i
отсу r
тств €
уют l
l
э

47. (а) С 4
47. € 8

т
у
э
т
Е
i

с
Е
€
J
€
т

(б) С 4
Е 9
€
J

€
ґ

І
€

€
€
ґ
«
€
ґ
І
і

(а)	м	<i>м</i>
48. прис	и	<i>и</i>
утст	к	<i>к</i>
вуют	с	<i>с</i>
	и	<i>и</i>
	л	<i>л</i>
	л	<i>л</i>
	л	<i>о</i>
	е	<i>й</i>
	г	
	ь	
	.	
	с	
	г	
	и	
	к	
	у	
	л	
	ь	
	с	
	е	
	г	
	л	
	л	
	е	
	е	
	и	
	г	
	ь	
	е	
	с	
	л	

С
К
Р
а
,

у
С
е
я
Р
Р
Е
е

(b) М Л
У и
К С
Р С
С О
С М
К и
Л К
е С
Р и
Е Л
Л
С а

Т
С
у
Т
С
Т
Е
у
Н
Т
.

С
Г
У
К
у
Л
Е

С
е

а
н
н
ь
й

п
е
р
и
с
т
ь
м
и

с
т
о
л
б
и
к
а
м
и

(б) О *к*
с *л*
н *а*
о *т*
в *р*
н *и*
о *и*
й

с
к
е
л
е
т
,

о
б
р
а
з
о

В
а
н
н
ь
й

р
о
г
о
в
ь
м
и

в
о
л
о
к
н
а
м
и

(
э
к
т
и
о
н
и
н
)
.

С
с
о
б
ь
й

к
о
ж
н
ь

й

с

к

е

л

е

т

,

в

к

о

т

о

р

о

н

о

т

с

у

т

с

т

в

у

к

т

50. (a) К М
с и
ж к
ф р
е о
ѝ ц
и
с о
к н
е а
л
е
т

с
с
л
е

Г
Ж
Л
Т

Т
С
Л
Е
В
С

С
Т
Л
У
С
Е

(6) К [5](#)
С [1](#)

Ж
Р
Е
В

С
В
Е
Л
Т

С
С
Л
Е
Г
Ж
Л
Т

Л
Л
В
В
Т
Л
Р

С
Е
Е
Е

С
Г
У
В
У
Л
Е

С
С

С
Т
У
Л
У
С
а
М
У

У
Л
У

С
Е
З

Е
У
Х

51. (a) С *n*
Т *л*
С *ю*
Л *м*
С *о*
У *х*
В *а*
У *л*
и
С *х*
С *о*
Е *н*

С *∂*
Е *p*
Е *u*
С *ŭ*

Г
С

С
В
е
Л
е
Т
а

С

С
е
Г
Л
Л
е
Е
Е
Е
С
Ѣ

Е
З

Г
Л
а
Л
В
Е
Х

С
В
С
е
а
С
С
Е

(6) С *С*

т *m*

с *u*

л *л*

с *o*

в *c*

в *m*

в *u*

x

с *o*

с *h*

в

с

в

в

с

г

с

с

в

е

л

е

т

а

с

с

е

г

д

л

е

в

в

в

с

в

в

з

с

т

в

л

с

с

т

И
Х
С
Е
С
Е

52.

Ц *p*
е *a*
н *c*
т *n*
р *a*
а *й*
л *я*
ь
н
а
я

о
с
ь

с
о
д
е
р
ж
и
т

м
н
о
г
о

с
п
о
н
г
и
н
а
.

Э
х

и
н
и
р
у
к
ц
и
е

ц
и
п
о
в
и
д
н
ы
е

ц
у
п
и
к
и

п
р
е
д
с
т
а
в
л
я
к
т

(b)

Ц *C*
е *i*
н *o*
т *c*
р *a*
а *l*
л *y*
ь *p*
н *t*

о а

й

о

с

и

с

н

е

б

о

л

ь

ц

и

м

к

о

л

и

ч

е

с

т

в

о

м

г

у

б

ч

а

т

о

г

о

в

е

ц

е

с

т

в

а

и
л
и

в
о
о
б
щ
е

б
е
з

н
е
г
о
.

Ф
а
с
о
н
ы

с

ц
и
п
а
м
и

о
т
с
у
т
с
т
в
у
к
т
.

С
т
о
л
б
ы
,

р
а
с
х
о
д
я
щ
и
е
с
я

о
т

о
с
и
,

п
о
д
д
е
р
ж
и
в
а
к
т

к
о
ж
н
ы
й

с

к
е
л
е
т

53. (a) и с
э n
м о
€ н
J з
Е е
Ч л
€ и
Р й
Р
С
€

Е
€
Л
€
С
Т
Е
С

М
€
Ж
Л
У

Р
з
М
€
Г
з
М
Е
Г
С
з
Г
з
Ч

F
C
€
;

F
€
M
€
F
E

T
F
Y
L
€
E
V
L
F
C
E

V
J
V

C
E
€
J
E
F
C
E

Q
C
F
M
E
;

E
E
F
V
T

И
J
C
E
E
И
(б) И 5
Э 4
M
€
J
E
€
€
F
F
C
€

E
€
L
€
C
T
E
C

Э
€
F
F
F
C
T
C
€
.

F
a
M
€
F
E

C
Q
€

Г
В
С
Е
С
Р
С
В

Д
С
Г
М
Е

С

В
Д
С
Л
В
С
М
В

54. (a) B L
C ei
J o
C s
P el
P l
B a

С
Е
Э

С
Е
Г
Л
Л
Е
Е
В
Р
Р
Е
;

Г
У
€
Р
а

Е
€
€
Г
С
С
€
Г
а
з
Р
а
я

(6) В А
С р
У ly
С si
Р n
Р а
а

С

С
€
Г
Л
Л
€
Е
Р
Р
С
й
;

Г
У
€
Р
а

М

а
с
с
л
е
т
а
я

55. (a) К *H*
а *a*
л *li*
е *s*
т *a*
ь *r*
c
л *a*
л
и
и
и
ь
е
,

т
т
у
с
ч
а
т
ь
е
,

т
а
з
в
е
т
в
л
е
и
и
ь
е
(б) К *O*

a *s*
 m *c*
 e *a*
 f *r*
 b *e*
 ll
 H *a*
 e
 H
 a
 m
 H
 c
 r
 c

 d
 l
 v
 H
 H
 e
 e

 u
 v
 f
 c
 k
 v
 x
 ;

 H
 e
 f
 a
 z
 v
 e
 t
 v
 l
 e
 H
 H
 a
 я

F *p*
 F *h*
 C *y*
 Y *d*
 T *a*
 C *t*
 T *i*
 E *a*
 Y
 H
 T

a
n
d
r
f
c
r
f

а	<i>С</i>
м	<i>п</i>
д	<i>о</i>
ѣ	<i>н</i>
ѣ	<i>з</i>
ѣ	<i>и</i>
с	<i>л</i>
ѣ	<i>л</i>
с	<i>а</i>
е	

C
T
C
y
T
C
T
E
y
€
T

ГЛАВА IX

Репродуктивные процессы губок имеют такое большое значение для того, чтобы привести нас к истинному представлению о природе губки, что мы предлагаем рассмотреть их здесь в специальном разделе. Распространены как половой, так и бесполой методы; размножение оскулы мы не рассматриваем как акт размножения (стр. [174](#)).

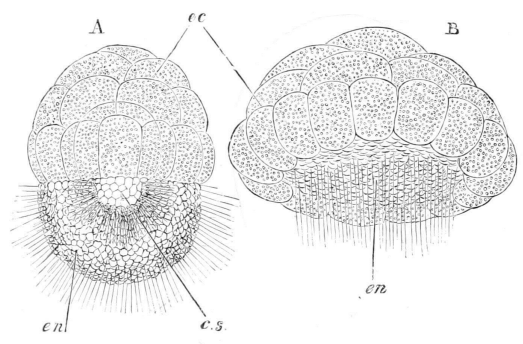


Рис. 111.—**A**, amphiblastula larva of *Sycon raphanus*; **B**, later stage, showing invagination of the flagellated cells. c.s, Segmentation cavity; ec, ectoderm; en, энтодерма. (В честь Ф. Э. Шульце, из "Бальфура".)

Беглый взгляд на коллекцию **ЛИЧИНОК** губок из разных групп позволил бы сделать вывод, что они делятся на два совершенно разных типа. Одним из них является *амфибластула*, а другим - *паренхима*. К такому выводу не так давно пришли зоологи. Мы в долгу перед Делажем, Маасом и Минчином за то, что они развеяли его и показали, что эти типы являются лишь крайними звеньями непрерывного ряда форм, которые имеют одинаковое основное строение и претерпевают одинаковые метаморфозы.

Амфибластула *Sycon raphanus* (рис. 111) состоит из передней половины, образованной тонкими жгутиковыми клетками, и задней половины, клетки которой крупные, не жгутиковые и округлые. Эти два вида клеток расположены вокруг небольшой внутренней полости, которая в значительной степени заполнена амебоцитами. Жгутиковые клетки инвагинируются в купол округлых клеток во время метаморфозы, фактически становясь хоаноцитами или клетками желудка; округлые клетки, с другой стороны, становятся клетками кожи — удивительный факт для любого, кто знаком только с личинками многоклеточных.

Типичной паренхиматой является паренхима *Clathrina blanca* (рис. 112). При вылуплении он состоит из стенки, окружающей большую центральную полость, и состоит из жгутиковых клеток, прерывающихся на заднем полюсе двумя клетками (*p.g.c*) - материнскими клетками археоцитов. Перед метаморфозой некоторые из жгутиковых клеток покидают стенку и погружаются в центральную полость, и, претерпевая определенные изменения, создают внутреннюю массу будущих клеток кожи. В результате последующей метаморфозы оставшиеся жгутиковые клетки становятся внутренними, на этот раз не путем инвагинации, а за счет включенных клеток кожи, прорывающихся сквозь стенку личинки и образующих наружный слой.

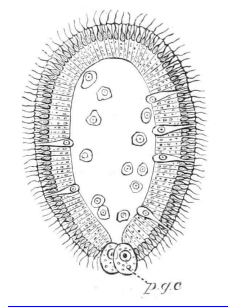


Рис. 112.— Срединный продольный разрез личинки паренхимулы *Clathrina blanca*. p.g.c, задние гранулярные клетки - материнские клетки археоцитов. (Вслед за Минчином.)

У личинки *C. blanca* после периода существования в свободном плавании, таким образом, распознаются те же три элемента, что и у *Сикона* во время вылупления; у только что вылупившейся личинки *C. blanca*, однако, один набор элементов, кожных клеток, не различим. Таким образом, разница между двумя только что вылупившимися личинками обусловлена более ранней клеточной дифференцировкой личинки *Сикона*.^[254]

Теперь рассмотрим личинку *лейкозолеии*. Он вылупляется как полностью жгутиковая личинка; его археоциты являются внутренними (как у *Сикона*); будущие клетки кожи, узнаваемые как таковые, отсутствуют. Они возникают, как у *C. blanca*, путем трансформации жгутиковых клеток; но (1) этот процесс ограничен задним полюсом, и (2) внутренняя полость невелика и заполнена археоцитами. Следовательно, клетки, утратившие свои жгутики и превратившиеся в клетки кожи, не могут проникать внутрь, как у *C. blanca*: они скапливаются у заднего полюса, и таким образом возникает личинка, наполовину жгутиковидная, наполовину нет; фактически, амфибластула. Или, вкратце, у *лейкозолеии* личинка при вылуплении представляет собой паренхиму, а при готовности к закреплению - амфибластулу; и, опять же, разница между только что вылупившейся личинкой и личинкой *Сикона* обусловлена более ранним началом клеточной дифференцировки у последней. Какой более полный переходный ряд можно было бы пожелать?

Обращаясь к *Micromastictora*, отметим, что история развития, уже описанная в общих чертах, довольно типична (с. 172). Различия между Мега- и микромастикторовыми личинками связаны главным образом с тем фактом, что клетки кожи у последних сразу дифференцируются между собой с образованием основных типов клеток кожи взрослой особи.^[255] Метаморфоза сравнима с метаморфозой *К. Бланки*. У тетрактинеллид и гексактинеллид личинки, размножающиеся половым путем, точно не идентифицированы.

Бесполое размножение происходит в соответствии с одним из трех типов, которые можно обозначить как (1) "почкование", (2) "геммуляция", (3) образование "бесполох личинок".

Под **почкованием** (рис. 113) подразумевается формирование репродуктивных органов, каждый из которых содержит дифференцированные элементы различных классов, обнаруженные в родительском. Простой пример этого описан Миклухо Маклаем в книге "Асконы", где почка - это просто конец одной из трубочек Аскона, который отщипывается и таким образом высвобождается.

У *Leucosolenia botryoides*^[256] Вассер описывает аналогичный процесс; в нем, однако, присутствует поразительно отличительная особенность (рис. 114), а именно, почки имеют

обратную ориентацию по отношению к родительской, так что бутонизирующая губка представляет собой контраст с губкой, у которой произошло размножение устьев. Фактически, свободный дистальный конец почки становится основанием молодой губки, а ушная раковина формируется на противоположном конце, где почка сужается от родительской.



Рис. 113.—*Лофокаликс филиппинский*. На экземпляре имеется несколько бутонов, прикрепленных к нему длинными пучками спикул. (After F. E. Schulze.)

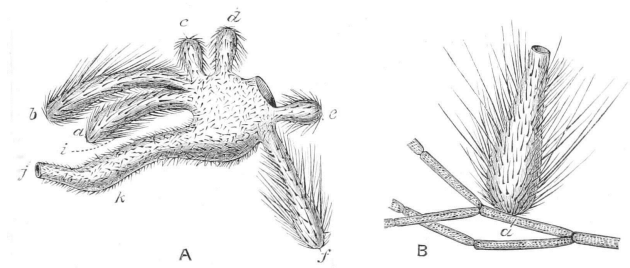


Рис. 114.—*Leucosolenia botryoides*. **A**, кусочек губки, усеянный бутонами, *a-f*; *i*, спикулы бутонов направлены в сторону от их свободных концов; *k*, спикулы родительского бутона направлены в сторону ушной раковины, *j*. **B**, бутон, который освободился и закрепился концом, который был свободным или дистальным у **A**. (По Вассеру.)

Такое изменение положения почки заслуживает внимания ввиду его редкости, и этот случай заслуживает повторного изучения, поскольку у других групп животных почка или регенерированная часть настолько постоянно сохраняет ту же ориентацию, что и родительская, что Леб,^[257] после экспериментов с регенерацией кишечноротовых и других форм, пришел к выводу, что в тканях определенных животных существует своего рода "полярность".

У *Oscarella lobularis*^[258] бутоны представляют собой прозрачные плавающие пузыри, образовавшиеся из небольших выступов на поверхности губки. В стенках мочевых пузырей разбросаны жгутиковидные камеры, которые открываются в центральную полость. Пузырчатая природа бутонов, несомненно, является адаптацией, уменьшающей их удельный вес и, таким образом, позволяющей им плавать на некотором расстоянии от родительского растения.

Геммуляция.—*Спонгилла* уже предоставила нам типичный пример этого процесса. Геммулы, очень похожие на геммулы *Spongilla*, известны у нескольких морских губок, особенно у *Suberites* и у *Ficulina*. Они образуют слой, прикрепленный к поверхности опоры губки — слой, который может быть одинарным или двойным, или даже в три-четыре яруса глубиной. Микропилъ иногда присутствует в спонгиновом покрове, иногда отсутствует; возможно, его отсутствие может быть связано с наложением одного слоя геммул на другой, поскольку это, прикрывая микропилъ, конечно, сделало бы его бесполезным. Предположительно, при наличии микропиля живое содержимое выходит через него и покидает губку по системе каналов (рис. 115).

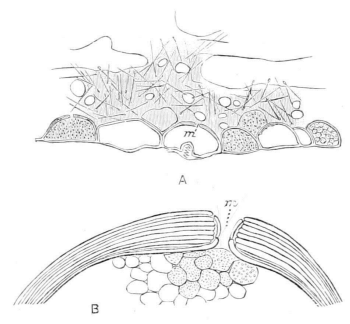


Рис. 115. Геммулы *фикулины*. А, вертикальный разрез геммул *in situ*; В, вертикальный разрез верхней части одной геммулы.
m, микропил.

Единственный случай, помимо *спонгиллы*, в котором были прослежены детали развития геммул, - это случай *Тетии*.^[259] Простое микроскопическое исследование *тетии* при активном размножении позволило бы предположить, что процесс был простым почкованием, но Маас показал, что потомство возникает из групп археоцитов в коре головного мозга, то есть это типичные геммулы. По мере развития они мигрируют наружу вдоль радиальных пучков спикул и, наконец, высвобождаются, подобно почкам гексактинеллид *лофокаликса* (рис. 113).

Определенный интерес представляет сравнение процесса развития геммул, с одной стороны, и личиночного развития, с другой.^[260] В обоих случаях два клеточных слоя — кожный и гастральный — образуются до того, как молодая губка достигает функционального состояния. Различия в деталях формирования камер наблюдаются у геммулы; они находят параллели в различиях в одном и том же процессе, проявляемом личинками различных групп губок. С другой стороны, порядок дифференцировки тканей у геммулы не такой, как у личинки.

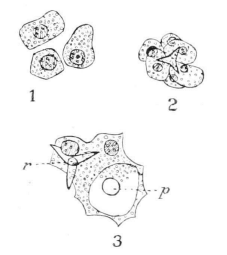


Рис. 116.— Развитие трехлучевых и четырехлучевых спикул *клатрины*. (1) Три склеробласта; (2) каждый разделился: в их середине видна спикула; (3) добавление пороцитом четвертого луча. p, кожное отверстие поры; r, четвертый луч.
(Вслед за Минчином.)

О размножении тетрактинеллид известно крайне мало. Сперматозоиды встречаются в тканях в изобилии и, несомненно, функциональны, но личинки наблюдались редко.

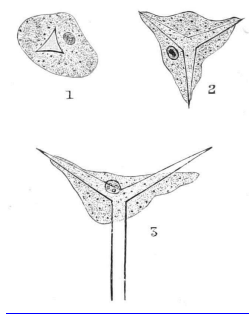


Рис. 117.— Три стадии развития трехлучевых спикул *сикона сетозубого*. × 1200. (После Мааса.)

У Hexactinellida место личинок, размножающихся половым путем, занимают тела, сходные по происхождению с геммулами, но с появлением паренхимул. Иджима действительно видел несколько яйцеклеток у гексактинеллид.^[261] Однако он обнаружил, что скопления археоцитов встречаются в изобилии, и у него есть веские основания полагать, что они ответственны за многочисленные паренхиматозные **личинки, произведенные бесполом путем**, которые он наблюдал. Открытие "бесполок личинок" было впервые сделано Уилсоном у монаксонид *Esperella*; в этом случае бесполое личинка, насколько можно определить, идентична той, которая развилась из оплодотворенной яйцеклетки. Аналогичное явление, производство по-видимому идентичных личинок как половым, так и бесполом способом, наблюдалось у кишечнотелостных *Gonionema turbachii*.^[262]

Искусственно губки могут быть воспроизведены с большой выгодой для торговли с помощью черенкования. Черенки губки для ванн можно собирать после семилетнего роста.

Развитие различных форм **спикул** - это тема, о которой пока мало что известно. Большинство спикул, развитие которых было прослежено, происходят из одной дермальной клетки. Трехлучевые и четырехлучевые спикулы Homocoela (Clathrinidae), как прекрасно показал Минчин^[263], образуют исключение. Три клетки взаимодействуют, образуя трехлучье; эти три делятся, давая шесть, прежде чем рост спикулы завершается. Четырехлучевой образуется из трехлучевой спикулы путем добавления четвертого луча, который, опять же, имеет отдельное происхождение в независимой клетке, фактически пороците. Трехлучевые спикулы Sycettidae, с другой стороны, происходят из одной клетки,^[264] но четырехлучевые спикулы образуются из них путем добавления четвертого луча способом, подобным тому, который только что был описан для Clathrinidae.

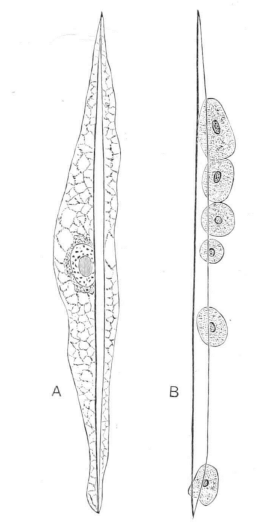


Рис. 118.-Развитие спикул монохон. А, из *Spongilla lacustris*, показывает единственный склеробласт. (В честь Эванса.) В, очень крупный моноксон из *лейкозолеции*, над которым работают многие склеробласты. (После Мааса.)

Спикулы Мопахон, если они небольшого размера, полностью развиваются в пределах одного склеробласта (рис. 118, А). В некоторых случаях, если их размеры превышают определенные пределы, в их заполнении принимают участие несколько клеток; некоторые из них получены в результате деления исходного склеробласта, другие взяты из окружающей ткани. У *Tethya*, например, и у *Leucosolenia*^[265] склеробластов вокруг крупных спикул монохон настолько много, что они имеют почти эпителиоидное расположение.

Крупные оксеи *Тетиллы*, *Стеллетты* и *Геодии*, однако, образуются каждый в пределах одного склеробласта.^[266]

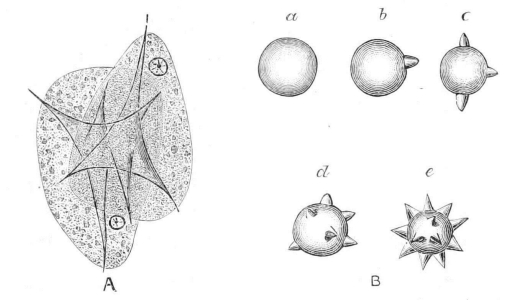


Рис. 119.Развитие сферастера. А, из *Тетии*, образовавшейся из соединения двух четырехлучевых спикул. (После Мааса.) В (а-е), из *хондриллы*, из сферического шарика. (В честь Келлера.)

Было показано, что триены^[267] возникают в виде моноаксонов с одним вздутым окончанием, из которого позже вырастают клади. В данном случае необходима информация о склеробластах.

Ценность знания об онтогенезе микросклер может быть велика. Маас считает, что он показал, что сферастеры *Тетии* образованы объединением мельчайших тетрактиновых кальтропов (рис. 119, А). Если бы эта точка зрения была подтверждена, это дало бы очень веский аргумент в пользу тетрактинеллидного сродства *Тетии*.

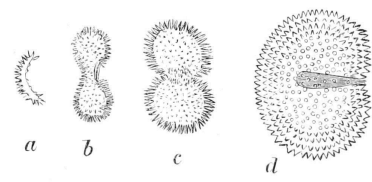


Рис. 120.—Стадии развития микросклер *плакоспонгии*. (В честь Келлера.)

Келлер, [\[268\]](#) с другой стороны, считает, что spherasters из Tetractinellid *Chondrilla* происходят в виде сферы (фиг. 119, Б); и сферах наблюдались в почечку с *Tethya*; нет spherasters они все же присутствуют в почечку и сферы отсутствовали у взрослых. [\[269\]](#)

В роду *Placospongia* присутствуют определенные спикулы, которые внешне очень напоминают стерляди, столь характерные для некоторых Tetractinellidae. Однако их развитие, как видно из рис. 120, показывает, что это не полиаксонные, а колючие моноаксонные спикулы. *Плакоспонгия*, следовательно, переносится на Monaxonida Spintharaphora.

Стерраст образуется внутри овальной клетки в виде ряда волосовидных волокон [\[270\]](#) (трихитов), которые объединены на своих внутренних концах. Наружные концы утолщаются и далее видоизменяются. Положение, занимаемое ядром склеробласта, отмечено у взрослой спикулы рубчиком.

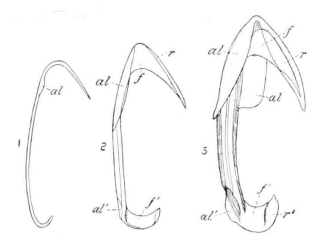


Рис. 121.- Три стадии развития анизохелы. *al*, Ала; *al'*, нижний ала; *f*, фалькс; *f'*, нижний фалькс; *r*, трибуна; *r'*, нижняя трибуна. (После Восмаера и Пекельхаринга.)

Неоднократно было показано, что анизохела образуется из спикулы **С-образной** формы. [\[271\]](#)

Тем немногим, что известно о развитии спикул гексактинид, мы обязаны Иджиме. [\[272\]](#) Многочисленные клетки присутствуют на некоторых более поздних стадиях развития hexaster; hexaster проходит стадию гексактинида, и — факт, "возможно, важный для филогении спикул у Нехактинеллида" — у двух видов первыми сформировавшимися спикулами являются разновидности гексактина, известные как "стаурактин", и обладающие только четырьмя лучами в одной плоскости (ср. *Протоспонгия*, стр. [207](#)).

Физиология

Производство тока.—На первый взгляд не очевидно, что переплетение жгутиков в камерах, расположенных, как описано выше, между системой каналов для вдоха и выдоха, обязательно вызовет ток, проходящий внутрь в устье и наружу в ушной раковине. И трудность, по-видимому, возрастает, когда обнаруживается [\[273\]](#), что жгутики в какой-либо одной камере вибрируют не согласованно, а каждый в своем собственном ритме. Это, однако, имеет меньшее значение, чем может показаться на первый взгляд. Для получения

наблюдаемых результатов необходимы два условия: (1) для того, чтобы вода выходила через горловину камеры, внутри камеры должно быть давление выше, чем в каналах для выдоха; (2) для того, чтобы вода могла поступать в камеру, внутри нее должно быть давление меньше, чем в каналах для вдоха. Но давление в каналах вдоха и выдоха предположительно одинаковое, во всяком случае, до запуска тока, следовательно, внутри самой камеры должна быть разница давлений, и меньшее давление должно быть по периферии. Такое распределение давления было бы установлено, если бы каждый жгутик вызывал поток воды, направленный от его собственной ячейки к центру камеры; и это было бы верно независимо от того, бьется жгутик синхронно со своими собратьями или нет.

Сравнительное изучение канальных систем губок^[274] приобретает все больший интерес по мере того, как, по-видимому, реализуется надежда на корреляцию модификаций с повышением эффективности. Можно сказать, что в нескольких основных вопросах эта надежда была реализована. Отличительными чертами, так сказать, хорошей системы каналов являются (1) высокая скорость соприкосновения, которая обеспечивает быстрое удаление продуктов жизнедеятельности на полезное расстояние; (2) медленный ток без завихрений в жгутиковых камерах, позволяющий хоаноцитам захватывать частицы пищи (см. Ниже) и, более того, предотвращающий повреждение нежных воротничков этих клеток; (3) небольшая площадь хоаноцитов и, как следствие, небольшие затраты энергии на производство тока.

Тогда сразу становится ясно, в каком невыгодном положении находятся аскон по сравнению с другими губками, имеющими системы каналов второго или третьего типов. Их камерный и окулярный токи могут различаться лишь незначительно, разница достигается просто за счет сужения просвета дистальной оконечности тела для формирования окулярного ободка. Кроме того, хоаноциты воздействуют на объем воды, который они могут контролировать лишь несовершенно, и, без сомнения, из-за необходимости ограничения объема воды, который хоаноциты должны приводить в движение, члены семейства Ascon настолько ограничены в размерах. Оскулярный ободок - это лишь частный случай устройства, принятого губками в самом начале их карьеры и сохраняемого и совершенствуемого, когда они достигают наибольших высот; объем воды, проходящей в секунду по каждому поперечному сечению пути течения, конечно, одинаков, поэтому при сужении площади поперечного сечения пути в любой точке скорость течения пропорционально увеличивается в этой точке. Выстилка окулярного ободка состоит из пинакоцитов; они образуют гладкую поверхность, оказывая небольшое сопротивление току при трении, в то время как хоаноциты в том же положении были бы помехой не только из-за создания трения, но и из-за неравномерности движения.

Системы каналов второго типа демонстрируют двойной прогресс по сравнению с системами Аскон, а именно разделение полости желудка и гораздо большую длину канала выдоха с гладкими стенками. Перед хоаноцитами теперь стоит задача, более соответствующая их силе, и, кроме того, теперь существует очень большое неравенство между общей площадью сечения жгутиковых камер и площадью оскулярной трубки.

Канальные системы третьего типа с трубчатыми камерами являются усовершенствованием систем второго типа, поскольку площадь хоаноцитов увеличивается за счет уплотнения камерного слоя без соответствующего увеличения размера губки. Однако площадь хоаноцитов представляет собой расход энергии, и следующая проблема, которую необходимо решить, заключается в том, как сохранить улучшенный ток и в то же время

сократить расходы. Первым шагом является изменение формы камеры с трубчатой на сферическую. Теперь энергия всех хоаноцитов концентрируется в одном и том же небольшом объеме воды. Площадь хоаноцитов меньше, но конечный результат такой же хороший, как и раньше. В широком устье сферической камеры, тем не менее, все еще существует причина потери энергии в виде вихрей, и именно для устранения этого следует рассматривать афодии и просодии, которыми снабжены высшие члены демоспонгий. Правильность этой точки зрения подтверждается, помимо механических принципов, тем фактом, что масса тела любой из этих губок больше по отношению к общей площади жгутиков, чем у губок с эврипилоидными камерами; иными словами, несколько афодальных и диплодалных камер столь же эффективны, как и многие из эврипилоидных типов.

Очевидно, что ток является переносчиком **пищи**; но требуется больше внимания, чтобы выяснить (1) какова природа пищи; (2) какими клетками, омываемыми током, пища захватывается, а какими переваривается. Ответ на последний вопрос долгое время искали экспериментаторы,^[275] которые снабжали живую губку тонкоизмельченными цветными веществами, такими как кармин, индиго, древесный уголь, взвешенными в воде. Результаты получали противоречивые толкования, пока не стало общепризнанным, что важно учитывать продолжительность времени, в течение которого губку кормили, прежде чем ее ткани были подвергнуты микроскопическому исследованию. Восмаер и Пекельхаринг получили следующие факты: *Spongilla lacustris* и *Sycon ciliatum*, погибающие после кормления в течение от получаса до двух часов молоком или кармином, содержат эти вещества в изобилии в телах хоаноцитов и в незначительной степени в более глубоких клетках кожной ткани; после кормления в течение двадцати четырех часов пропорции меняются на противоположные, и если между длительным кормлением и смертью проходит период существования в воде, не насыщенной кармином, то камеры полностью освобождаются от кармина. Это, пожалуй, наиболее убедительные из описанных экспериментов, и они показывают, что хоаноциты поглощают твердые частицы и что амeboидные клетки кожного слоя получают от них проглоченное вещество. По всей вероятности, на основании этих фактов справедливо утверждать, что твердые частицы вещества, пригодные для образования пищи для губки, обрабатываются ею аналогичным образом и подвергаются перевариванию в клетках кожи.

Хоаноциты являются питающими органами *по преимуществу*; но пинакоциты выполняют небольшую долю функции глотания, а в высших губках, где кожная ткань приобрела большую массу, эта доля, возможно, увеличена.

В приведенных выше экспериментах подразумевается молчаливое предположение, что губки принимают пищу в виде мелкодисперсных твердых веществ. Геккель^[276] высказывает свое мнение, что они питаются твердыми частицами, полученными от разлагающихся организмов, но что, возможно, разлагающиеся вещества в растворе могут дополнять их рацион. Луазель в 1898 году^[277] сделал новый шаг в области экспериментов, скармливая губкам окрашенные растворы, и получил ценные результаты. Таким образом, растворы, если они подаются губке в состоянии крайнего разбавления, подвергаются выбору, некоторые из них впитываются, некоторые отбраковываются. При всасывании они накапливаются в вакуолях как в клетках кожи, так и в клетках желудка, смешанные растворы разделяются на составляющие и собираются в отдельные вакуоли. В вакуолях растворы могут претерпевать изменения; Конго-красный становится фиолетовым, цвет, который он приобретает при обработке кислотой, и аналогично синяя лакмусовая бумажка становится красной. Содержимое вакуолей, иногда измененное, иногда нет, изливается в

межклеточный студенистый матрикс кожного слоя, откуда оно удаляется частично амебоидными клетками, частично, как считает Луазель, под действием самого матрикса. Ценность этих наблюдений усиливается, если узнать, что Луазель держал *Спонгиллу*, снабженную фильтрованной родниковой водой, в которую добавлял фильтрованный сок, полученный из другой измельченной губки. Эта *спонгилла* жила, распускала почки и через десять дней была в добром здравии.

Движение.—Губки способны передвигаться только на молодой стадии; у взрослой особи единственными признаками движения являются ток выдоха, а в некоторых случаях движения сокращения достаточно заметны, чтобы быть заметными невооруженным глазом. Мерещковский был одним из первых наблюдателей этих движений. Он упоминает, что стимулировал определенную кортикальную губку *Monaxonid* с помощью острия иглы: определенный ответ на каждый укол внутри ободка ушной раковины давало быстрое сокращение ушной раковины.^[278]

Пигменты и спикулы.—Различные причины приводят к выводу, что спикулы выполняют какую-то функцию, отличную от функции поддержки и защиты, вероятно, связанную с метаболизмом. Дело в том, что спикулы выбрасываются, иногда в большом количестве, для быстрой замены новыми - процесс, которому трудно найти адекватное объяснение, если спикулы рассматривать просто как скелет и защиту.^[279] Поттс отмечает поразительное изобилие, с которым спикулы выделяются развивающимися спонгиллидами из воды, в которой процентное содержание кремнезема, должно быть, чрезвычайно мало. Молодые губки взбирались вверх по нитям спикул по мере их формирования, оставляя нижние части позади и добавляя к верхним концам.

О физиологии пигментов губок пока известно не так много: полезное изложение фактов можно найти в учебнике Фон Фюрта.^[280]

Спонгин.—Фон Фюрт^[280] указывает, что этот термин на самом деле является собирательным, поскольку вряд ли можно предположить идентичность органического скелетного вещества всех видов губок. Спонгин примечателен тем, что содержит йод. Количество йода, присутствующего в разных губках, варьируется в широких пределах, достигая у некоторых тропических видов *Aplysinidae* и *Spongidae* высокого показателя от 8 до 14 процентов. Морские водоросли, которые особенно богаты йодом, содержат всего 1,5-1,6%.

Учитывая тот факт, что йод является специфическим средством от крупы, интересно отметить, что древние травники на протяжении многих веков считали губку для ванн лекарством от этого заболевания.

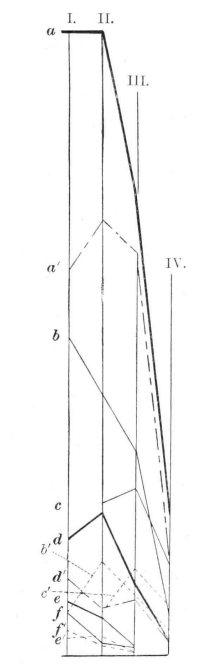


Рис. 122.—Порядковые значения измеряют (i.) количество видов, $a-f$, и (ii.) количество станций, $a'-f'$, на которых были произведены успешные выловы. Абсциссы измеряют глубину: таким образом, на I. глубина составляет от 0 до 50 морских саженей; на II. от 51 до 200; на III. от 201 до 1000; на IV. начиная со 1001 и выше. a, a' - кривые для губок в целом; b, b' - для Monaxonida; c, c' - для Hexactinellida; d, d' - для Tetractinellida; e, e' - для Calcarea; f, f' - для Ceratoso.

Распределение в пространстве.—Все более крупные группы губок космополитичны. Однако каждая группа имеет свой характерный батиметрический диапазон: факты лучше всего отображаются с помощью кривых, как на рис. 122, который полностью основан на результатах, полученных экспедицией "Челленджер". Следовательно, информация о прибрежных видах недостаточна, и у нас нет данных, необходимых для их обсуждения.

Губки в целом (a) и монаксониды в частности (b) в целом более распространены в воде с глубинами от 51 до 200 морских саженей, чем на глубинах менее 50 морских саженей; но места обитания на мелководье богаче, поскольку кривая станции (a') резко поднимается от I. ко II., в то время как кривая вида (a) в том же регионе почти горизонтальна.

Кривая гексактинеллид (c) достигает кульминации на III., показывая, что группа является характерно глубоководной. Это для тетрактинеллиды (d) достигает наибольшей высоты на II., т.е. между 51 и 200 морскими саженями. Даже здесь, на характерных для них глубинах, тетрактинеллиды уступают по численности гексактинеллиде и намного монаксониде. Опять же, монаксониды встречаются чаще, чем гексактинеллиды, на глубине от 201 до 1000 морских саженей, и только после прохождения глубины 1000 морских саженей гексактинеллиды преобладают, окончательно преобладая над монаксонидами в соотношении 2: 1.

Калькарея и цератоза относятся исключительно к мелководным формам. Заслуживает внимания тот факт, что станции, на которых были найдены губки, расположены, совершенно независимо от глубины, более или менее поблизости от суши. В случае Calcarea и Ceratoso этого следовало ожидать, учитывая, что мелководье наиболее распространено вблизи суши, но удивительно, что это должно быть справедливо также для Hexactinellida и глубоководных видов Tetractinellida и Monaxonida.

Хотя семейные группы космополитичны, это не относится к родам и видам. Распределение родов и видов позволяет определить определенные географические провинции для губок, как и для других животных. То, что это так, объясняется существованием океанских пространств, лишенных островов; поскольку океанские течения могут успешно действовать как распределяющие агенты только в том случае, если они протекают вдоль побережья или через океан, усеянный островами. Транспортироваться будут, конечно, личиночные формы; разовьются ли они когда-нибудь до взрослого состояния, зависит от того, пройдет ли течение, несущее их, по дну, подходящему для их вида, прежде чем произойдет метаморфоза и молодая губка утонет. Если такое дно пройдено, и если глубина такая, что ее может выдержать конкретный рассматриваемый вид, то, таким образом, для этого вида может быть создана новая станция.

Расстояние, на которое может быть перенесена личинка, зависит от скорости течения, которым ее уносит, и от продолжительности времени, затраченного на ее метаморфозу. Некоторые океанские течения преодолевают 500 миль за шесть дней; это дает некоторое представление о расстоянии, которое может лежать между местом рождения и конечной станцией губки; шесть дней - это не слишком большой интервал, чтобы учесть личиночный период, по крайней мере, у некоторых видов.

Распределение во времени.—Все, что позволяет нам сказать о палеонтологии губок, было сказано под заголовками соответствующих классов. Здесь мы можем просто обратиться к хронологической таблице, показанной на рис. 123:^[281]—

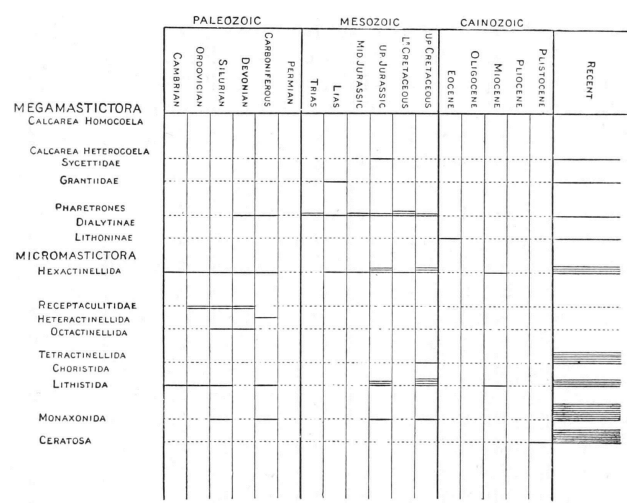


Рис. 123.—Таблица для обозначения распределения губок во времени.

Кремни.—Основной источник всего кремнезема в море и пресноводных районах находится в процессе разложения магматических пород, таких как гранит. Количество кремнезема, присутствующего в растворе в морской воде, чрезвычайно мало, составляя примерно полторы части на 100 000; в обычной пресной воде оно, конечно, ненамного больше. Это, без сомнения, связано с его добычей диатомовыми водорослями, которые начинают извлекать его почти сразу после того, как он освобождается от материнской породы. Именно из этого небольшого количества кремнистые губки черпают запас, из которого они формируют свои спиккулы. Следовательно, по-видимому, для образования одной унции спиккул через тело губки должна пройти по меньшей мере одна тонна морской воды. Очевидно, что из такого слабого раствора осаждение кремнезема не будет происходить обычными физическими средствами; для этого требуется необъяснимое действие живых организмов. Это может

объяснить тот факт, что отложения кремня и сланца всегда связаны с органическими остатками, такими как губки и радиолярии. Посредством какого-то процесса, детали которого пока не поняты, кремнезем скелета переходит в раствор. В известковых отложениях происходит замена карбоната извести кремнеземом, так что в случае мела раковины фораминифер, таких как *Globigerina* и *Textularia*, а также раковины кокколлитов превращаются в кремнистый мел. Таким образом, кремнистый мел является первой стадией образования кремня.

Затем следует дальнейшее осаждение кремнезема, цементирующего этот порошкообразный материал в твердый белый пористый кремень. Он белый по той же причине, по которой белый снег. Отложение кремнезема продолжается, и кремень становится сначала серым, а затем, по-видимому, черным (черным, как лед на пруду). Часто кремни обнаруживаются на всех стадиях образования: кремнистый мел с разъеденными остатками губчатых спикул может быть обнаружен внутри, черный кремень с серыми пятнами образует массу конкреции, в то время как снаружи ее завершает тонкий слой белого пористого кремня. Этот слой не следует путать с белым слоем, который часто встречается на поверхности выветрившихся кремней, который возникает из-за последующего растворения части кремнезема, так что в процессе расплавления кремень возвращается к незавершенному состоянию на его второй стадии. В мелу, прилегающем к кремням, иногда можно наблюдать полые слепки крупных губчатых спикул, что подтверждает факт, который, однако, необъясним, растворения игольчатого кремнезема. Образование кремней, по-видимому, имело место, по крайней мере в некоторой степени, спустя долгое время после гибели губки и даже после подъема мела намного выше уровня моря, о чем свидетельствует появление слоев кремня в соединениях твердого мела.^[282]

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ И ГРЕБНЕВИКООБРАЗНЫЕ

АВТОР: С. Дж. ХИКСОН, М.А., F.R.S.

Бывший научный сотрудник, а ныне почетный член Даунинг-колледжа, профессор зоологии Бейера в Манчестерском университете Виктории.

ГЛАВА X

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ

INTRODUCTION—CLASSIFICATION—HYDROZOA—ELEUTHEROBLASTEA—MILLEPORINA—GYMNOBLASTEA—
CALYPTOBLASTEA—GRAPTOLITOIDEA—STYLASTERINA

Большое подразделение животного царства, называемое кишечнополостными, было создано в 1847 году Э. Лейкартом для тех животных, которые обычно известны как полипы и

медузы. Кювье ранее включал эти формы в свой отдел Radiata или Zoophyta, когда они были связаны с морскими звездами, хрупкими звездочками и другими иглокожими.

Разделение Кювье стало необходимым в результате прогресса анатомических открытий, поскольку, в то время как иглокожие обладают пищеварительным каналом, отличным от других полостей тела, у полипов и медуз есть только одна полость, служащая для пищеварения и циркуляции жидкостей. Таким образом, было введено название Coelenterata (κοῖλος = полый, ἔντερον = пищеварительный канал), и его можно использовать для обозначения важной анатомической особенности, заключающейся в том, что полость тела (или целома) и полость пищеварительного канала (или энтерон) этих животных не являются отдельными, как у иглокожих и большинства других животных.

Многие кишечнополостные обладают ярко выраженной радиальной симметрией, тело звездообразное, органы расположены симметрично по линиям, расходящимся из общего центра. В этом отношении они имеют поверхностное сходство со многими иглокожими, которые также радиально симметричны во взрослой стадии. Но нельзя слишком настаивать на том, что это поверхностное сходство кишечнополостных и иглокожих не имеет генетического значения. Радиальная симметрия была приобретена в двух подразделениях по разным линиям происхождения и не имеет дальнейшего значения, кроме приспособления различных животных к несколько сходным условиям жизни. Не только у животных, ранее классифицированных Кювье как Radiata, но и у сидячих червей, многоножек, плеченогих и даже головоногих среди моллюсков, мы находим радиальное расположение некоторых органов. В этой связи интересно отметить, что слово "полип", столь часто применяемое к отдельному кишечнополостному животному или зооиду, первоначально было введено из-за предполагаемого сходства гидры с маленькой каракатицей (фр. Poulpe, лат. Полип).

Таким образом, тело кишечнополостного состоит из стенки тела, окружающей единственную полость ("кишечнополостный"). Стенка тела состоит из внутреннего и внешнего слоев клеток, первоначально названных Олмманом "энтодермой" и "эктодермой" соответственно. Между двумя слоями находится вещество, химически родственное мушкету и обычно желеобразной консистенции, для обозначения которого используется удобный термин "мезоглоя", введенный Г. К. Борном (рис. 125).

Мезоглоя может быть очень тонкой и незаметной, как у гидр и многих других оседлых форм, или может стать очень толстой, как у медуз и некоторых оседлых альционарий. Когда она очень толстая, ее пронизывают блуждающие изолированные клетки эктодермы или энтодермы, цепочки клеток или выстланные клетками каналы; но даже когда она клеточная, ее не следует путать с третьим зародышевым слоем или мезобластом, который характеризует высшие группы животных, от которых она существенно отличается по происхождению и другим признакам. Кишечнополостные - двухслойные животные (диплобластика), в отличие от многоклеточных с тремя слоями клеток (триплобластика). Рост мезоглоии у многих кишечнополостных приводит к изменению формы кишечной полости в различных направлениях. У антозоидов, например, рост вертикальных полос мезоглоии, покрытых энтодермой, разделяет периферические части полости на ряд межбрыжеечных отсеков, открыто сообщающихся с осевой частью полости; а у медуз рост мезоглоии уменьшает полость внешних областей диска до ряда сосудистых каналов.

Еще одним очень важным признаком, которым обладают все кишечнополостные, является "нематоциста", или "нитевидная клетка" (рис. 124). Это орган, образующийся в теле клетки, называемый "книдобластом", и он состоит из стенки везикулы или капсулы, окружающей полость, заполненную жидкостью, содержащую длинную и обычно спирально свернутую нить, непрерывную со стенкой везикулы. Когда нематоциста полностью развивается и получает стимул определенного характера, нить вылетает с большой скоростью и вызывает укус в любой части тела животного, которая достаточно чувствительна, чтобы ею можно было пораниться.

Морфология и физиология нематоцист представляют собой предметы очень больших трудностей, и они не могут быть обсуждены на этих страницах. Можно, однако, сказать, что некоторые авторитетные источники предполагают, что книдобласт представляет собой чрезвычайно модифицированную форму клеток слизистой оболочки или железы и что выделение нематоцисты находится под контролем примитивной нервной системы, которая пронизывает все тело зооида.

У нематоцист кишечнополостных существует значительный спектр строения. У *Alcyonium* и многих других *Alcyonaria* они очень маленькие (у *Alcyonium* размер нематоцисты составляет 0,0075 мм. по длине до выписки), а при выписке демонстрируют простую овальную капсулу с прикрепленной к ней простой нитью. У *гидры* (рис. 124) есть по крайней мере два вида нематоцист, причем в более крупном виде (0,02 мм. по длине перед выпуском) основание нити усеяно серией загнутых крючков, которые во время акта выпуска, вероятно, помогают нанести рану в пораженном организме для введения раздражающей жидкости и, возможно, удерживают конструкцию в нужном положении, пока нить выпускается. У крупных видов нематоцист *Millepora* и *Cerianthus* в середине нити имеется полоса спирально расположенных, но очень мелких шипов, но их нет у основания. У некоторых видов *Siphonophora* незаряженные нематоцисты достигают своего максимального размера, почти 0,05 мм. в длину.

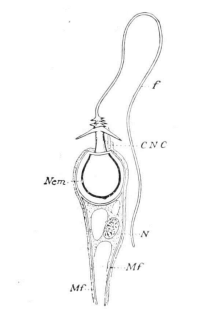


Рис. 124.— Нематоциста (*Nem*) *Hydra grisea*, заключенная в книдобласт. ЧПУ, книдоцил; *f*, нить нематоцисты; *Mf*, нити миофана в книдобласте; *N*, ядро книдобласта. (Вслед за Шнайдером.)

Когда нематоциста однажды была выпущена, она обычно отторгается из организма, и ее место в ткани занимает новая нематоциста, образованная новым книдобластом; но в нити крупного вида нематоцист *Millepora* есть очень тонкая полоска, которая, по-видимому, похожа на миофановую нить в ножке *Вортицеллы*. Доктор Уилли^[283] сделал важное наблюдение, что в этом коралле нити нематоцист могут быть прикреплены к поверхности коралла. выводится после выписки, причем ретракция производится с большой скоростью. "Книдобласт" - это специально модифицированная клетка. Иногда он несет на своем свободном конце тонкий отросток, "книдоцил", который, как предполагается, приспособлен к восприятию особых раздражителей, определяющих выделение нематоцисты. У многих

видов в веществе книдобласта можно увидеть тонкие сократительные волокна (рис. 124, Мf), а у других его базальная часть вытягивается в длинную и, вероятно, сократительную ножку ("книдопод"), прикрепленную к мезоглоее снизу.

Не может быть никаких сомнений в том, что в течение жизни постоянно образуются новые нематоциты, заменяющие те, которые были выведены и утрачены. Каждая нематоцита развивается в клеточном веществе книдобласта, который является производным от недифференцированных интерстициальных групп клеток. Во время этого процесса книдобласт не обязательно остается неподвижным, но может удаляться на значительное расстояние от места своего происхождения.^[284] Такая привычка к миграции книдобласта затрудняет определение того, может ли только эктодерма или и эктодерма, и энтодерма дать начало нематоцитам. У большинства кишечнополостных нематоциты локализованы в эктодерме, но у многих Anthozoa, Scyphozoa и Siphonophora они обнаружены в тканях, которые определены или вероятно энтодермального происхождения. В любом случае не было определено доказано, что клетки книдобластов, образующие эти нематоциты, первоначально образовались в энтодерме, и возможно, что они всегда происходят из клеток эктодермы, которые мигрируют в энтодерму.

Вероятно, верно, что у всех кишечнополостных есть нематоциты, и что в тех немногих случаях, когда было заявлено, что они отсутствуют (например, у *саркофитума*), на них не обращали внимания. Однако нельзя определенно утверждать, что подобные структуры не встречаются у других животных. Нематоциты моллюска *Aeolis* не являются продуктом его собственных тканей, а попадают в организм с пищей.^[285] Нематоциты, встречающиеся у инфузории *Epistylis umbellaria* и у динофлагеллята *Polykrikos* (стр. 131), требуют повторного исследования, но если будет доказано, что они являются продуктом простейших, их нельзя рассматривать как строго гомологичные таковым у кишечнополостных. Однако у многих турбеллярий и у некоторых червей-немертинок в эпидермисе встречаются нематоциты, которые, несомненно, являются продуктами жизнедеятельности этих животных.

Кишечнополостные делятся на три класса:—

1. Водоросли.—Без устья и брыжеек. Половые клетки выводятся непосредственно наружу.
2. SCYPHOZOA.—Без устья и брыжейки. Половые клетки выбрасываются в кишечную полость.
3. АНТОЗОА = АКТИНОЗОА.—Со стомодеем и брыжейками. Половые клетки выводятся в кишечную полость.

Полный смысл приведенных выше кратких утверждений относительно структуры трех классов не может быть объяснен до тех пор, пока не будет описана общая анатомия классов. Однако в этом месте можно заявить, что многие авторы полагают, что структуры, соответствующие устью и брыжейкам антозоа, действительно встречаются у Scyphozoa, и поэтому они включают их в класс Anthozoa.

Среди наиболее известных животных, включенных в класс Hydrozoa, можно упомянуть пресноводного полипа *Hydra*, гидроидных зоофитов, многих более мелких медуз или медузообразных, португальский военный корабль (*физалия*) и несколько кораллов.

В состав Scyphozoa входят крупные медузы, которых находят плавающими в море или выброшенными на берег у берегов Великобритании.

К антозоа относятся морские анемоны, почти все каменистые кораллы, морские веера, черные кораллы, пальцы мертвецов (*альционий*), морские перья и Ценные кораллы, используемые в торговле.

КЛАСС I. ВОДОРΟΣЛИ

В этом классе кишечнополостных можно обнаружить два типа формы тела. У такого рода, как *Obelia*, существует фиксированная ветвящаяся колония зооидов, и каждый зооид состоит из простой трубчатой стенки тела, состоящей из двух слоев клеток, эктодермы и энтодермы (рис. 125), заканчивающейся дистально коническим бугорком — "гипостомой", — который перфорирован ртом и окружен венцом щупалец. Эта фиксированная колония, "гидросом", питается и увеличивается в размерах за счет геммации, но не производит половых клеток. Водоросль производит в определенное время года несколько почек, которые развиваются в маленьких колокольчатых медуз, называемых "Медузами", которые отплывают от родительского стада и вырабатывают половые клетки. Медуза (рис. 126) состоит из изящного куполообразного сократительного колокольчика, пронизанного радиальными каналами и окаймленного щупальцами; из ее центра, подобно колоколу, выходит трубчатый отросток, manubrium, на конце которого находится рот. Эта свободно плавающая сексуальная стадия в истории жизни *Обелии* называется "медузой".

Трудно определить, предшествовала ли гидросома медузومه в эволюции Hydrozoa или наоборот. Некоторыми авторами медузома рассматривается как специально модифицированная половая особь колонии hydrosome. Другие медузомеры рассматриваются как типичная взрослая форма гидрозоны, а зооиды гидрозоны - как питательные особи, остановленные в своем развитии, чтобы обеспечить ей поддержку. Какой бы ни была правильная интерпретация фактов, однако, обнаружено, что у некоторых форм стадия медузомеры более или менее дегенеративна и преобладает водоросль, тогда как у других водоросль дегенеративна или незаметна, а преобладает медузома. Наконец, в некоторых случаях отсутствуют следы, даже в процессе развития, стадии медузомеры, и история жизни завершается в водорослях, в то время как в других стадиях водоросли теряются, и история жизни завершается в медузомах.

Если выраженная стадия водорослей обозначается символом Н, выраженная стадия медузомеры - символом М, незаметная или дегенеративная стадия водорослей — символом *h*, незаметная или дегенеративная стадия медузомеры - символом *m*, а оплодотворенная яйцеклетка - символом О, история жизни Hydrozoa может быть представлена следующими формулами:-

1. $O-H-O$ (*Гидра*)
2. $O-H-m-O$ (*Сертулярия*)
3. $O-H-M-O$ (*Обелия*)

4. $O - h - M - O$ (Лириона)
5. $O - M - O$ (Геруния)

Структура **гидросома** обычно очень проста. Он состоит из разветвленной трубки, открывающейся устьями на концах ветвей и закрытой у основания. Стенка тела состоит из эктодермы и энтодермы. Между этими слоями находится тонкая неклеточная пластинка, мезоглоя.

У очень многих водорослей эктодерма выделяет хитиновую защитную трубку, называемую "перисарком". Рот обычно представляет собой небольшое круглое отверстие, расположенное на вершине отростка, а у основания отростка может быть одна или две коронки щупалец или область с неравномерно разбросанными щупальцами. Щупальца могут быть полыми, содержащими полость, непрерывную с кишечнотелом; или сплошными, клетки энтодермы расположены в один ряд, образуя осевую опору для эктодермы. Эктодерма щупалец снабжена многочисленными нематоцитами, обычно расположенными группами на дистальных двух третях их длины, но иногда ограниченными шляпкообразной припухлостью на конце (головчатые щупальца). Гидросом может быть одиночным зооидом, производящим другие бесполом путем геммации (или, реже, путем деления), которые освобождаются от родительского организма, или это может быть колония зооидов, находящихся в органической связи друг с другом, образованная непрерывным геммированием исходного зооида, полученного из оплодотворенной яйцеклетки, и его бесполого потомства. Когда водоросль представляет собой колонию зооидов, может произойти специализация определенных особей для выполнения определенных функций, и колония становится диморфной или полиморфной.

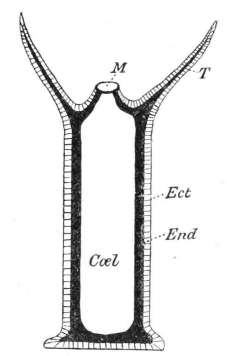


Рис. 125.- Схема вертикального сечения гидроузла. *Целка*, кишечнотел; *Экт*, эктодерма; *Конец*, энтодерма.

Между эктодермой и энтодермой имеется тонкая мезоглоя, не представленная на диаграмме. *М*, рот; *Т*, щупальце.

The **Медузома** более сложна по структуре, чем гидросома, поскольку она приспособлена к более разнообразным условиям существования в свободном плавании. Тело расширяется, образуя диск, "зонтик" или колокольчик, который несет на краю несколько щупалец. Рот расположен на конце гипостомы, называемой "manubrium", расположенной в центре радиально симметричного тела. Поверхность, на которой находится манубрий, называется оральной, а противоположная поверхность называется аборальной. Полость, частично закрытая ротовой частью тела, когда она чашеобразная или колоколообразная, называется "подзатыльниковой полостью".

В медузуме почти всех Hydrozoa имеется узкая полочка, выступающая внутрь от края диска и защищающая отверстие подзатыльниковой полости, называемая "велюмом".

Рот ведет через манубрий в уплощенную часть кишечнополостной полости, которую обычно называют полостью желудка, и от нее несколько каналов проходят радиально через мезоглою, соединяясь с круглым каналом или кольцевым каналом на краю зонтика.

Особой и важной особенностью медузоиды является наличие органов чувств, называемых "глазками" и "статоцистами", расположенных на краю зонтика или у основания щупалец.

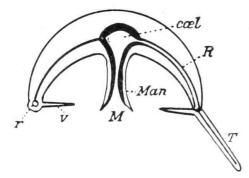


Рис. 126.- Схема вертикального сечения медузоиды. целка, кишечнополостная кишка; M, рот; Человек, початки; R, радиальный канал; r, кольцевой канал; T, щупальце; v, перстень.

Глазки обычно можно распознать по непрозрачным красным или синим пятнам у оснований щупалец, резко контрастирующим с их прозрачным окружением. Глазок может состоять просто из скопления пигментированных клеток или может быть дополнительно дифференцирован в виде чашечки из пигментированных клеток, заполненной сферическим утолщением кутикулы, образующим линзу. Точная функция глазниц, возможно, до конца не изучена, но не может быть никаких сомнений в том, что они являются органами, воспринимающими свет.

Однако функция органов чувств, известных как статоцисты, еще не определена столь удовлетворительно. Раньше они считались органами слуха и назывались "отоцистами", но теперь кажется, что по физическим причинам использование этих органов для восприятия звуковых волн в воде невозможно. Более вероятно, что они являются органами статической функции, то есть функцией восприятия положения тела в пространстве, и поэтому их называют статоцистами. У лептомедуз каждая статоциста состоит из небольшого пузырька в мезоглее на краю зонтика, содержащего твердое каменное тело, называемое "статолитом". У *Geryonia* и некоторых других трахомедузий статолит удерживается коротким щупальцевидным отростком, "статорихабом", выступающим в пузырек; однако у других трахомедуз везикула открыта, но образует капюшон для защиты статорихаба; а у других, но особенно на более молодых стадиях развития, статорихаб не погружен в край зонтика и напоминает короткое, но нагруженное щупальце. Недавние исследования показали, что существует полная серия соединительных звеньев между везикулярной статоцистой у лептомедуз и свободным щупальцевидным статохабом у трахомедуз, и в их общей гомологии может быть мало сомнений.

У свободно плавающей, или "фанерокодонической", медузоиды половые клетки переносятся эктодермой суб-зонтичной полости либо на стенках манубрия, либо по ходу радиальных каналов.

Порядок I. Элеутерококки.

Этот отряд состоит в основном из хорошо известного рода *Hydra*. Некоторыми авторами *Hydra* рассматривается как отклоняющийся от нормы представитель отряда Gymnoblastera, с которым она, несомненно, во многих отношениях связана, но у нее так много особенностей, представляющих особый интерес, что лучше выделить ее в отдельную группу.

Гидра является одним из немногих примеров исключительно пресноводных кишечнополостных, и, как и многие другие мелкие пресноводные животные, ее распространение почти космополитично. Встречается не только в Европе и Северной Америке, но и в Новой Зеландии, Австралии, тропической Центральной Африке и тропической Центральной Америке.

Гидра водится в этой стране в чистой, стоячей пресной воде, прикрепленной к стеблям или листьям сорняков. В полностью развернутом состоянии она может составлять 25 мм. в длину, но в полностью втянутом состоянии та же особь может быть не более 3 мм. в длину. Стенка трубчатого тела состоит из эктодермы и энтодермы, окружающих простую неразделенную кишечнополостную полость. Рот расположен на вершине конического гипостома, а у его основания имеется коронка из длинных, тонких, но полых щупалец. Количество щупалец обычно составляет шесть у *H. vulgaris* и *H. oligactis*,^[286] и восемь у *H. viridis*, но оно различно у всех видов.

В течение большей части лета численность особей быстро увеличивается за счет геммации. Молодые гидры, образующиеся в результате геммации, обычно отделяются от своих родителей до того, как на них самих образуются бутоны, но у *H. oligactis* бутоны часто остаются прикрепленными к родительскому организму после того, как они сами сформировали бутоны, и таким образом образуется небольшая колония. Половое размножение обычно начинается в этой стране летом и осенью, но поскольку утверждения заслуживающих доверия авторов противоречат друг другу, вполне вероятно, что время появления половых органов варьируется в зависимости от условий окружающей среды.

Отдельные особи могут быть мужчинами, женщинами или гермафродитами. Нуссбаум^[287] опубликовал интересное наблюдение, что при хорошем питании гидры в большинстве своем становятся самками, при значительном ограничении запасов пищи большинство становятся самцами, а при умеренном количестве пищи большинство становится гермафродитами. Гонады представляют собой просто скопления половых клеток, расположенных в эктодерме. Ни из их структуры, ни из их развития нет доказательств того, что они представляют собой редуцированные медузообразные гонофоры. Яичко производит некоторое количество мельчайших сперматозоидов. Однако в яичнике только одна крупная яйцеклетка, насыщенная желтком, достигает зрелости за счет поглощения других яйцеклеток. Яйцеклетка оплодотворяется, еще находясь внутри гонады, и проходит ранние стадии своего развития в этом положении. При дифференцировке внешнего слоя клеток образуется хитиновая защитная мембрана, и происходит побег от родительской клетки.^[288] Представляется вероятным, что на этой стадии, а именно стадии защищенного эмбриона, часто наступает длительный период покоя, в течение которого он может переноситься ветром и другими воздействиями на большие расстояния без травм.

На замечательную способность *Hydra* восстанавливаться после травм и восстанавливать утраченные части тела впервые указал Трамбле в своих классических мемуарах.^[289]

А *Гидру* можно разрезать на значительное количество частей, и каждая часть, при условии, что в ней представлены как эктодерма, так и энтодерма, даст начало росту и регенерации полноценного зооида. Однако существует ограничение по размеру, ниже которого фрагменты *Hydra* не будут регенерироваться, даже если они содержат клетки обоих слоев. Утверждение Трамбле о том, что, когда *Гидру* выворачивают наизнанку, она продолжает жить в интровертном состоянии, не подтвердилось, и представляется вероятным, что после

проведения эксперимента полип некоторое время остается в парализованном состоянии, а позже возвращается, несколько внезапно, к нормальному состоянию путем обращения процесса вспять. Безусловно, нет существенных оснований полагать, что при каких-либо обстоятельствах эктодерма может выполнять функции энтодермы или энтодерма - функции эктодермы.

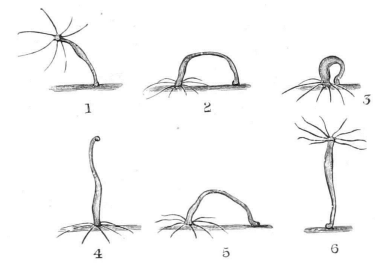


Рис. 127.— Серия рисунков *Гидры*, показывающих позы, которые она принимает во время одного из наиболее быстрых перемещений с места на место. 1, *Гидра*, наклоняющаяся в одну сторону; 2, прикрепляющаяся к опоре ртом и щупальцами; 3, подтягивающая присоску ко рту; 4, перевернутая; 5, фиксирующая присоску; 6, вновь принимающая вертикальное положение. (Вслед за Трембли.)

Одной из характерных черт *Гидры* является слегка расширенная дискообразная аборальная конечность, обычно называемая "ступней", неудачный термин, который следует заменить словом "присоска". Здесь нет похожих на корни усиков или отростков для прикрепления к опоре, которые встречаются у большинства одиночных гимнобластей. Прикрепление тела к стеблю, сорняку или поверхностной пленке с помощью этой присоски позволяет животному менять свое положение по желанию. Он может продвигаться либо медленно, скользя по своей опоре без помощи щупалец, способом, подобным тому, который наблюдается у многих морских анемонов; либо более быстро, совершая серию кувырков, как первоначально описал Трембли. Последний способ передвижения был недавно описан следующим образом: "Тело, вытянутое и с растопыренными щупальцами, наклоняется в одну сторону. Как только щупальца касаются дна, они прикрепляются и сжимаются. Теперь происходит одно из двух. Нога может ослабить хватку на дне, и тело сжимается. Таким образом, животное встает на свои щупальца, направив лапу вверх. Теперь тело снова наклоняется, пока лапа не прикрепится вплотную к прикрепленным щупальцам. Они, в свою очередь, ослабевают, и, таким образом, *Гидра* снова находится в своем обычном положении. В другом случае нога не отсоединяется, а скользит вдоль опоры до тех пор, пока не окажется близко к щупальцам, которые теперь ослабляют свою хватку".^[290]

Гидра, по-видимому, исключительно плотоядна. Он схватывает и проглатывает энтомострак относительно большого размера, так что стенка тела выпячивается более чем в два раза по сравнению с нормальным диаметром. Но более мелкие ракообразные, кольчатые черви и кусочки плоти легко схватываются и проглатываются голодной *гидрой*. У *H. viridis* тельца хлорофилла^[291] энтодермы, возможно, помогают питать организм за счет образования крахмала под прямыми солнечными лучами.

Обычно распознаются три вида *гидры*, но были названы и другие, которые могут быть просто местными разновидностями или сравнительно редки.^[292]

H. viridis.—Цвет травянисто-зеленый. Среднее количество щупалец восемь. Щупальца короче тела. Хитиновая оболочка эмбриона сферическая и почти гладкая.

H. vulgaris, Паллада (*H. grisea*, Linn.). —Окраска оранжево-коричневая. Щупальца несколько длиннее тела, среднее число - шесть. Зародышевая хитиновая оболочка сферической формы, покрыта многочисленными заостренными разветвленными шипами.

H. oligactis, Паллас (*H. fusca*, Linn.). —Окраска коричневая. Щупальца способны сильно вытягиваться; иногда, когда они полностью расправлены, в несколько раз превышают длину тела. Среднее количество - шесть. Хитиновая оболочка эмбриона плосковыпуклая, только ее выпуклая сторона покрыта шипами.

Роды *Microhydra* (Ryder) и *Protohydra* (Greeff), вероятно, связаны с *Hydra*, но поскольку их половые органы не наблюдались, их реальное родство еще не определено. *Микрогидра* напоминает *Гидру* по своей общей форме и повадкам, а также по способу размножения путем геммирования, но у нее нет щупалец. Он был найден в пресной воде Северной Америки.

Протогидра^[293] была найдена в устричных зарослях у берегов Остенде и напоминает *Микрогидру* из-за отсутствия щупалец. Он размножается поперечным делением, но ни геммации, ни полового размножения не наблюдалось.

Haleremita - мелкий водообразный зооид, который также относится к морским. Он был найден Шаудином^[294] в морском аквариуме в Берлине в воде из Ровиньо, на Адриатическом море. Он размножается путем геммации, но половые органы обнаружены не были.

Другим очень примечательным родом, обычно ассоциируемым с элеутеробластеей, является *Polypodium*. На определенном этапе своей жизнедеятельности он имеет форму спиральной ленты или столона, который паразитирует на икре осетра (*Acipenser ruthenus*) в реке Волга.^[295] Этот стolon дает начало ряду небольших *гидроподобных зооидов* с двадцатью щупальцами, из которых шестнадцать нитевидных и восемь булавовидных. Эти зооиды размножаются путем продольного деления и независимо питаются инфузориями, коловратками и другими мельчайшими организмами. Стадии между этими водянистыми особями и паразитическим столоном не были обнаружены.

Порядок II. Миллепорина.

Millepora ранее была объединена со *Stylasterina* в отряд *Hydrocorallina*; но расширение наших знаний об этих гидроидных кораллах имеет тенденцию скорее подчеркивать, чем минимизировать различие *Millepora* от *Stylasterina*.

Millepora напоминает *Stylasterina* по образованию массивного известкового скелета и диморфизму зооидов, но по признакам полового размножения и по многим незначительным анатомическим и гистологическим особенностям она отличается. Поскольку существует только один род, *Millepora*, описание его анатомии послужит описанием отряда.

Скелет (рис. 128) состоит из крупных лопастных, складчатых, разветвленных или покрывающихся коркой масс карбоната кальция, достигающих размера одного, двух или более футов в высоту и ширину. Поверхность перфорирована многочисленными порами двух различных размеров; более крупные — "гастропоры" — составляют около 0,25 мм. в диаметре, а более мелкие и многочисленные "дактилопоры" - около 0,15 мм. в диаметре. У

многих образцов поры расположены определенным образом, каждая гастропора окружена кольцом из 5-7 дактилопор; но в более общем случае эти два вида кажутся неравномерно разбросанными по поверхности.

Когда ветвь или лепесток многоножки разламывают поперек и исследуют в разрезе, обнаруживается, что каждая пора продолжается в виде вертикальной трубки, разделенной на секции горизонтальными известковыми пластинами (рис. 129, *вкладка*). Эти пластинки являются "табулами" и образуют знак, по которому *Millepora* ранее относили к ныне исчезнувшей группе пластинчатых кораллов.

Скелет коралла также пронизан очень тонкой сетью каналов, с помощью которых поровые трубки сообщаются друг с другом. В осях более крупных ветвей и в центре более крупных пластинок значительная часть скелета имеет неправильный губчатый характер, вызванный разлагающим воздействием буровой нитчатой водоросли.^[296]

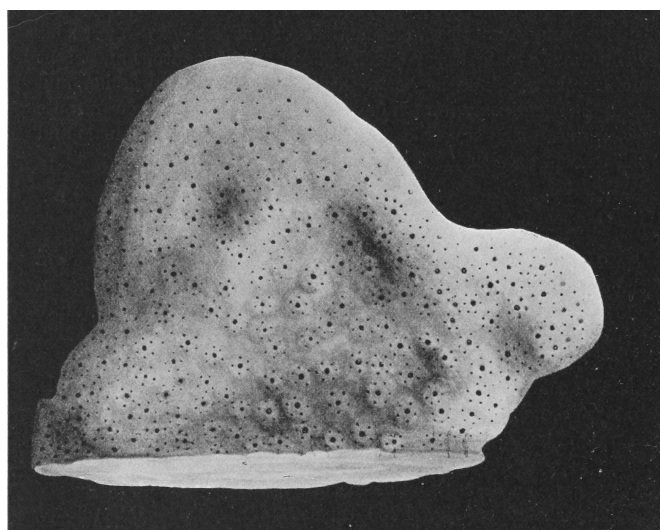


Рис. 128.— Часть высушенной колонии *Millepora*, показывающая более крупные поры (гастропоры), окруженные циклами более мелких пор (дактилопор). По краям циклы не очень четко определены.

Открытие, что *Millepora* принадлежит к Hydrozoa, было сделано Агасисом^[297] в 1859 году, но Мозли^[298] был первым, кто дал адекватное описание общей анатомии. Колония состоит из двух видов зооидов — коротких и толстых гастрозооидов (рис. 129, *G*), снабженных ртом и пищеварительной энтодермой, и более длинных и тонких безротовых дактилозооидов (*D*), объединенных вместе сетью каналов, проходящих в пористых каналах поверхностного слоя коралла. Живые ткани зооидов простираются по поровым трубкам до первых пластинок, и ниже этого уровня система каналов дегенерирует и не функционирует. Таким образом, живые ткани содержатся лишь в очень тонком поверхностном слое коралла.

Зооиды *Millepora* очень сократительны и могут уходить под общую поверхность коралла в укрытие поровых трубок. Когда образец исследуют в его естественном положении на рифе, зооиды обычно оказываются таким образом сжатыми; но несколько наблюдателей видели, как зооиды расширились в живом состоянии. Вероятно, что, как и в случае с другими кораллами, расширение происходит в основном ночью.

Колония представлена двумя видами нематоцист - мелкими и крупными. В некоторых колониях они достаточно сильны, чтобы проникать через кожу человека, и *Millepora*

поэтому получила местное название "жгучий коралл". На каждом из дактилозоеид имеется шесть или семь коротких головчатых щупалец (рис. 129, *t*), каждая головка которых заполнена мелкими нематоцистами; аналогичные группы этих нематоцист обнаружены в четырех коротких головчатых щупальцах гастрозоеид. Более крупные нематоцисты обнаруживаются в поверхностной эктодерме, некоторые распределены неравномерно по поверхности, другие скоплениями вокруг пор. Маленькие нематоцисты достигают около 0,013 мм в длину до того, как они взорвутся, и имеют четыре шипика у основания нити; крупные виды имеют овальные очертания, размером 0,02 × 0,025 мм, и не имеют шипов у основания, но спиральную полосу из мелких шипиков в середине нити. Есть некоторые основания полагать, что нить крупного вида нематоцист может быть втянута.^[299]

В определенные сезоны года колонии *Millepora* производят большое количество самцов или самок медузы. Род, вероятно, двудомный, случаев колоний гермафродитов пока обнаружено не было. Каждая медуза образуется в полости, расположенной над последней сформированной табулой в поровой трубке, и эта полость, "ампула", имеющая больший диаметр, чем у гастрозоеидных трубок, может быть распознана даже в высушенном скелете.

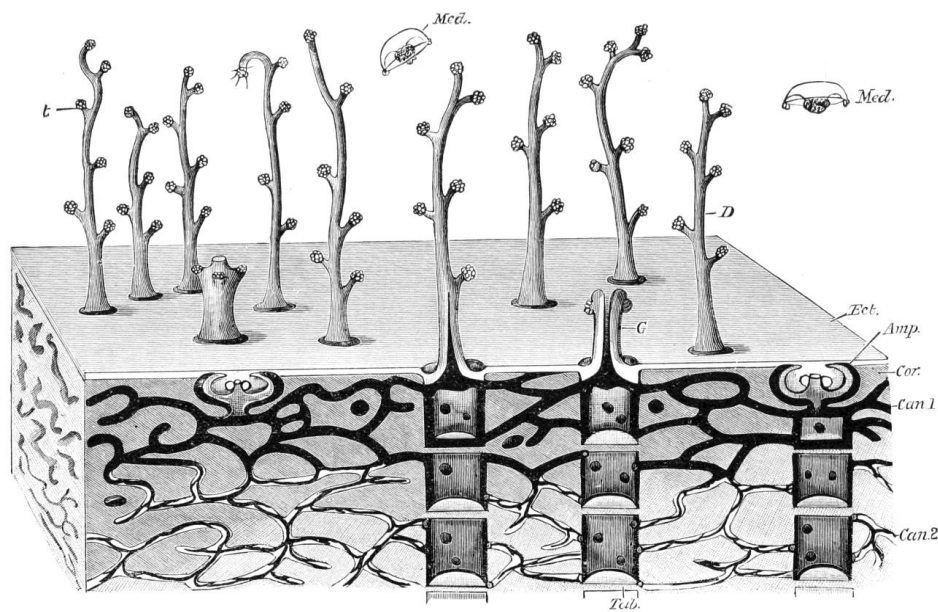


Рис. 129.—Схематический набросок, показывающий структуру *Millepora*. *Amp*, ампула, содержащая медузу; *Can.1*, система каналов на поверхности; *Can.2*, система каналов, дегенерирующая в нижних слоях коралла; *кор*, коралл; *D*, расширенный дактилозооид с головчатыми щупальцами; *Ect*, непрерывный слой эктодермы, покрывающий коралл (*кор*); *G*, гастрозооид, видимый на вертикальном сечении; *Med*, свободно плавающие медузы; *t*, щупальце; *Язычок*, табула в поровых трубках. (Частично в честь Мозли.)

Неизвестно, как часто наступают половые сезоны, но из редкости в коллекциях наших музеев скелетов многоножек, в которых представлены ампулы, можно сделать вывод, что интервалы между сменяющимися друг друга сезонами довольно продолжительны.

Медузы *Millepora* чрезвычайно просты по своему характеру. Имеется короткий безротовой манубрий, несущий половые клетки, зонтик без радиальных каналов, в то время как четыре или пять бугорков по краю, каждый из которых поддерживает батарею нематоцист, представляют собой все, что есть от краевых щупалец. Пока не наблюдалось, чтобы самцы медуз отделялись от родительницы, но из того факта, что сперматозоиды не созрели, пока они находятся в ампулах, можно предположить, что медузы высвобождаются. Дюрден, однако, наблюдал побег самок медузы, и из его наблюдений представляется вероятным, что их независимая жизнь коротка, поскольку яйцеклетки выходят очень скоро после освобождения.

Миллепора, по-видимому, представляет собой мелководный рифовый коралл. Его можно найти на коралловых рифах Западной Атлантики, простирающихся на север до Бермудских островов, в Красном море, Индийском и Тихом океанах. Наибольшая глубина, на которой он был обнаружен до сих пор, составляет 15 морских саженей на банке Макклсфилд, и он процветает на глубине 7 морских саженей у Фунафути в Тихом океане.

Millepora, как и многие другие кораллы, несет в своих каналах и зооидах большое количество симбиотических одноклеточных "водорослей" (Chrysomonadaceae, см. стр. [86](#), [125](#)), известных как зооксантеллы. Все исследованные образцы содержат эти организмы в изобилии, и было высказано предположение, что снабжение кораллов питанием в значительной степени зависит от активности "Водорослей". Не может быть никаких сомнений в том, что дактилозоиды действительно парализуют и захватывают живых

животных, которые проглатываются и перевариваются гастрозооидами, но этот нормальный запас пищи может потребовать дополнения углеводами, образующимися растительными клетками. Но поскольку углеводы могут образовываться только "Водорослями" под воздействием солнечного света, этот дополнительный запас пищи может быть получен только кораллами, обитающими на мелководье. Не следует предполагать, что это единственная причина, ограничивающая распространение *Millepora* в глубину, но она может быть важной.

Родовое название *Millepora* применялось к огромному количеству окаменелостей из разных слоев, но критическое изучение их структуры не показывает достаточных оснований для включения многих из них в род или даже в порядок. Окаменелости, которые несомненно *Millepora*, встречаются в приподнятых коралловых рифах относительно недавно, но не относятся к третичному периоду. Таким образом, по-видимому, нет никаких сомнений в том, что этот род имеет сравнительно недавнее происхождение. Среди вымерших ископаемых ближайший к нему род - *Ахорога* из эоцена Франции, но этот род отличается от *Millepora* наличием мономорфных, а не диморфных пор и наличием крошечного отростка или колумеллы в центре каждой трубки. Сходство следует наблюдать в общем расположении системы каналов и в табуляции. Однако, является ли *Ахорога* настоящим миллепорином или нет, в настоящее время определить невозможно, но это единственный вымерший коралл, который заслуживает рассмотрения в этом месте.

Порядок III. Гимнобластеи—*Anthomedusae*.

Этот отряд ранее был объединен с *Calyptoblastea* в отряд *Hydromedusae*, но различия между ними достаточно выражены, чтобы заслуживать их рассмотрения как отдельные отряды.

У многих гимнобластей половые клетки переносятся свободными медузами, которые могут быть признаны медузами гимнобластей по наличию определенных отличительных признаков. Название, данное таким медузам, независимо от того, известна их водная стадия или нет, - *Anthomedusae*. Гимнобластеи представляют собой одиночные или колониальные водоросли, у которых свободная (ротовая) оконечность зооидов, включая корону щупалец, не защищена скелетной чашечкой. Половые клетки могут быть получены свободными антомедузами или более или менее дегенерированными антомедузами, которые никогда не отделяются от родительского гидросома. Антомедузы - маленькие или мельчайшие медузы, снабженные чешуей, с яичниками или сперматозоидными мешочками, находящимися в манубрии, и с органами чувств в виде глазков или пигментных пятен, расположенных по краю зонтика.

Одиночные гимнобластеи имеют так много важных различий в анатомическом строении, что их невозможно объединить в одно семейство. Они обычно прикреплены к какому-нибудь твердому предмету корневидными отростками с аборальной оконечности, "гидроризой", или частично погружены в песок (*Corymorpha*), в который выступают длинные нитевидные отростки для поддержки зооида. Замечательный вид *Hypolytus peregrinus*^[300] из долины Вуда, однако, не имеет аборальных отростков и, по-видимому, лишь временно прикрепляется к посторонним предметам за счет секреции перисарка. Среди одиночных гимнобластей несколько видов достигают гигантских размеров. *Corymorpha* достигает 50-75 мм. по длине, но *монокаулус* из глубоководных районов Тихого и Атлантического океанов достигает почти 8 футов в длину. Среди одиночных форм следует обратить внимание на интересную пелагическую *Pelagohydra* (см. стр. [274](#)).

Способ образования колоний у гимнобластеев очень разнообразен. В некоторых случаях (*чешуйчатая клада*) ряд зооидов возникает из сплетения каналов, которое соответствует системе корнеподобных отростков одиночных форм. У *гидрактиний* это сплетение очень плотное, а эктодерма образует сплошной слой ткани как сверху, так и снизу. В этих случаях колония увеличивается в размерах за счет геммации зооидов из гидроризы. У других форм, таких как *Tubularia larynx*, новые зооиды возникают не только из каналов гидроризы, но и из стенок тела стоящих зооидов, и таким образом образуется густая или кустарниковая колония.

В другой группе первообразующиеся зооиды производят гидроризу значительных размеров, которая прочно прикрепляет колонию к камню или раковине и увеличивается в размерах по мере роста колонии. Этот зооид сам по себе за счет значительного увеличения в длину образует ось колонии, а за счет геммации дает начало боковым зооидам, которые, в свою очередь, разрастаются с образованием боковых ветвей и дают начало вторичным ветвям, а те - третичным ветвям, и так по одной; каждая ветвь заканчивается ртом, отростком и короной щупалец. Такой способ образования колоний наблюдается у *бугенвиллии* (рис. 130). Еще более сложная форма колониобразования наблюдается у *Ceratella*, у которой ось колонии и ее ветвей образует не один, а значительное количество зооидов. Поскольку каждая ось покрыта сплошным слоем эктодермы, а каждый зооид такой оси выделяет хитиновую трубку с отверстиями, вся колония гораздо более жесткая и компактная, чем обычно у *Gymnoblastera*, и имеет определенное внешнее сходство с горгониевой альционарией (рис. 133, с. [271](#)).

Ветви колонии и значительная часть стенки тела каждого зооида в гимнобластеев обычно защищены тонкой несращенной "перисаркой" из хитина, выделяемого эктодермой; но эта скелетная структура не расширяется дистально, чтобы сформировать чашеобразное вместилище, в которое ротовая оконечность зооида может быть втянута для защиты.

Зооиды гимнобластеев представляют значительное разнообразие по форме и строению. Щупальца могут быть редуцированы до одного (у *Monobrachium*) или двух (у *Lar sabellarum*), но обычно их количество варьируется в каждой отдельной колонии. Во многих случаях, таких как у *кордилофоры*, *клавы* и многих других, щупальца неравномерно разбросаны по бокам зооидов. У других вокруг основания гипостомы может быть один венчик примерно из десяти или двенадцати щупалец. У некоторых родов щупальца расположены в два ряда (*Tubularia*, *Corymorpha*, *Monocaulus*), дистальный ряд вокруг края рта, который может быть расположен в виде единого кольца или неравномерно разбросан по гипостоме, и проксимальный ряд, расположенный в виде единого кольца на небольшом расстоянии от рта. У *Branchiocerianthus imperator* количество щупалец очень велико, каждое из двух колец состоит примерно из двухсот щупалец.

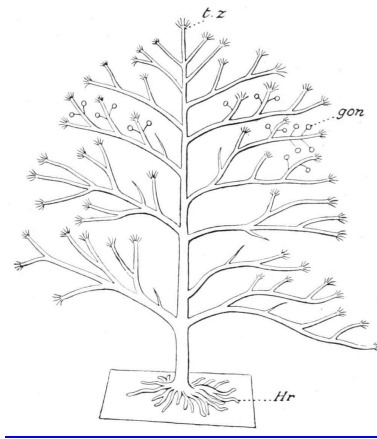


Рис. 130.—Схематический набросок, показывающий способ ветвления бугенвиллии. gon, Гонофоры; Hr, гидрориза; tz, терминальный зооид.

Зооиды водорослей обычно мономорфны, но есть случаи, когда в одной и той же колонии встречаются разные формы зооидов. У *Hydractinia*, например, было описано не менее четырех различных видов зооидов. Они называются гастрозоидами, дактилозоидами, тентакулозоидами и бластостилами соответственно. "Гастрозоиды" снабжены коническим гипостомом, несущим рот, и двумя близко посаженными кольцами примерно из десяти-тридцати щупалец. "Дактилозоиды" длиннее гастрозоидов и имеют привычку активно сворачиваться и разматываться; у них маленький рот и единственный венчик рудиментарных щупалец. "Тентакулозоиды" расположены на окраине колонии и очень длинные и тонкие, с рудиментарными щупальцами и без рта. "Бластостилы", обычно более короткие, чем гастрозоиды, имеют два кольца рудиментарных щупалец и рот. Они несут на своих боках шаровидные или овальные гонофоры.

Стадия медузомеры в истории жизни этих Hydrozoa происходит путем геммирования из гидросомы или, в некоторых случаях, путем геммирования как из медусомы, так и из гидросомы. У многих родов и видов медузома высвобождается в виде крошечной медузы или медузы, которая растет и развивается как самостоятельный организм до тех пор, пока не созревают половые клетки, а затем, по-видимому, погибает. У других гимнобластей медузома либо у самки, либо у самца, либо у обоих полов не отделяется от родительского гидросома, но вынашивает зрелые половые клетки, выбрасывает их в воду и дегенерирует, вообще не ведя самостоятельной жизни. В этих случаях основные органы медузомеры почти или полностью не функционируют, и они демонстрируют более или менее несовершенное развитие, или они могут быть настолько рудиментарными, что медузоидные признаки больше не проявляются. Как свободные, так и неотделившиеся медузомеры являются гонофорами, то есть носителями половых клеток, но первые были описаны Оллманом как "фанерокодониические" гонофоры, то есть "с явными колокольчиками", а вторые - как "аделокодониические" гонофоры. Гонофоры могут возникать либо из обычного зооида колонии (*синкорина*), либо из специально модифицированного зооида — бластостилия, как у *Hydractinia*, либо из гидроризы, как у некоторых видов *Perigonimus*. Свободно плавающая медуза сама может производить медуз путем образования гемм из манубрия (*Sarsia*, *Lizzia*, *Rathkea* и другие), из основания щупалец (*Sarsia*, *Corymorpha*, *Hybocodon*) или с края зонтика (*элеутерия*).

Свободно плавающие медузы или фанерокодоновые гонофоры гимнобластей обычно небольшого размера (1-2 мм. в диаметре) при первом освобождении и редко достигают больших размеров даже в полностью зрелом возрасте. Они состоят из круглого,

колоколообразного или сплюснутого диска - зонтика, снабженного по краю несколькими или многочисленными щупальцами, и трубчатого манубриума, несущего рот, в зависимости от точного центра нижней (оральной) стороны зонтика (рис. 132, А). Рот ведет в неглубокую пищеварительную полость, из которой через вещество зонтика проходят радиальные каналы, соединяющиеся с кольцевым каналом по краю (рис. 131).

Органы чувств медуз *Gymnoblastera* имеют форму пигментных пятен или очень простых глазков (*ocelli*), расположенных у оснований щупалец. Отверстие зонтика защищено тонкой полочкой или мембраной, как у калиптобластей, называемой *velum*. Половые клетки содержатся в манубрии (рис. 131 и 132, А).

У различных родов наблюдается множество модификаций в отношении числа щупалец, количества и характера радиальных каналов, мельчайшего строения органов чувств и некоторых других признаков, но они сходятся в наличии перистальтики, глазчатых органов чувств и манубриальных половых органов. У *Амальтеи* щупальца зачаточные; у *Corymorpha* только одно щупальце; у *Perigonimus* их два; а у *бугенвиллии* их множество; но обычно их четыре или шесть. Радиальные каналы обычно простые, их четыре, но у *сабельной личинки* их шесть, которые разветвляются дважды или трижды, прежде чем достичь края зонтика (рис. 132, Б).

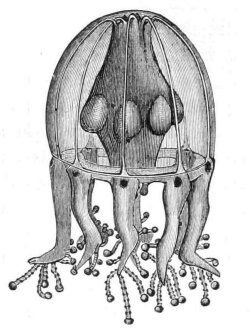


Рис. 131.— Медуза из *Кладонемыс* Багамских островов, демонстрирующая своеобразные щупальцевые отростки на щупальцах, глазки у основания щупалец, вздутия на манубрии, обозначающие положение гонад, а также радиальные и кольцевые каналы зонтика. (В честь Перкинса.)

Не может быть никаких сомнений в том, что медузы многих гимнобластей претерпевают ряд важных изменений в своих анатомических особенностях в период созревания половых клеток. Таким образом, у *Lar sabellarum* шесть радиальных каналов просты на первой стадии развития (А); но на второй стадии (Б) каждый радиальный канал раздваивается, не доходя до края, а на взрослой стадии наблюдается двойное раздвоение. История жизни, однако, была изучена у очень немногих *Anthomedusae*, и не может быть никаких сомнений в том, что по мере роста наших знаний несколько форм, которые сейчас известны как отдельные виды, будут обнаружены на разных стадиях роста одного и того же вида.

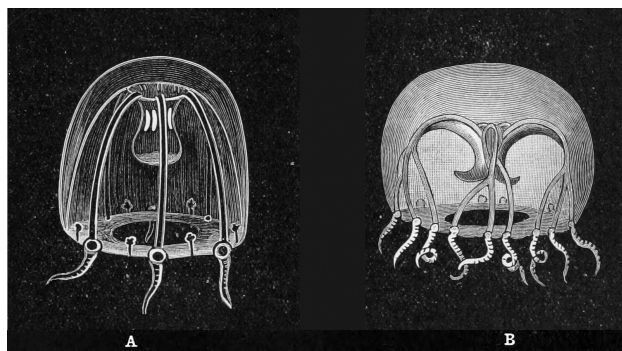


Рис. 132.— Две стадии развития медузы *Lar sabellarum* (*Willsia stellata*). **А**, первая стадия с шестью каналами без ответвлений; **В**, третья стадия с шестью каналами, каждый из которых имеет по два боковых ответвления.

Развивающиеся гонады можно увидеть на манубрии в **А**. (По Брауну.)

Движения медуз хорошо описаны Оллманом^[301] в его отчете о *Кладонеме лучевой*: "Невозможно устать наблюдать за этой прекрасной медузой; иногда, когда она стремительно рассекает воду с энергичной диастолой и систолой, она внезапно прикрепляет свои захваты к борту судна и внезапно останавливается в своем движении, а затем после периода покоя, во время которого ее разветвленные щупальца откидываются назад над зонтиком и вытягиваются в длинные нити, которые плавают, как несколько микроскопических морских водорослей в воде, и он снова освободится от своих привязей и отправится в путь с удвоенной энергией ". Медуза из "*Clavatella*" по своим движениям и образу жизни представляет собой разительный контраст с медузообразными зооидами других Hydrozoa. Последний активен и подвижен, весело танцует в воде энергичными взмахами своего хрустального плавательного колокольчика. Первый неторопливо шагает вперед или, используя клейкие диски в качестве рук, карабкается по ветвям сорняка. На последней стадии своего существования он становится неподвижным, фиксируясь с помощью своих присосок; и таким он и остается, головчатые отростки жестко вытянуты, как лучи морской звезды, до тех пор, пока зародыши не будут готовы к побегу".^[302]

Среди гимнобластей есть много примеров любопытной ассоциации гидроида с некоторыми другими живыми животными. Так, *Hydractinia* очень часто обнаруживается на панцирях живых раков-отшельников, *Dicoryne* - на панцирях различных моллюсков, *Tubularia* была обнаружена на головоногих моллюсках, а *Ectopleura* (щитковидный моллюск) - на панцире краба. Однако существует весьма мало доказательств того, что в этих случаях ассоциация является чем-то большим, чем случайностью. Появление любопытных видов, *Lar sabellarum*, на трубочках *Sabella*, *Campaniclava cleodora* на живых раковинах пелагического моллюска *Cleodora cuspidata*, и *Gorgonia* на трубочках *Tubularia parasitica*, по-видимому, являются случаями, в которых между двумя товарищами существует некоторая взаимосвязь. Род *Stylactis*, однако, представляет некоторые из наиболее интересных примеров мутуализма. Так, *Stylactis vermicola* встречается только на спине *Афродиты*, обитающей на большой глубине 2900 морских саженей. *S. spongicola* и *S. abyssicola* встречаются в ассоциации с некоторыми глубоководными роговыми губками. *S. minoi* распространяется по коже маленького скального окуня *Minous inermis*, который обитает на глубинах от 45 до 150 морских саженей в индийских морях.

Во многих случаях трудно понять, в чем преимущество гидроида перед животным, которое его переносит, но в этом последнем случае Оллок^[303] предполагает, что *стилактис* помогает рыбе придать обманчивое сходство с инкрустированными камнями окружающей среды, чтобы привлечь или, по крайней мере, не напугать ее добычу. Независимо от того, является

ли это реальным объяснением или нет, тот факт, что в Бенгальском заливе, а также в Лаккадивском и Малабарском морях рыба никогда не встречается без этого гидроида, а гидроид - без этого вида рыб, очень убедительно свидетельствует о взаимной выгоде в ассоциации.

Случаи несомненного паразитизма в этом порядке очень редки. Замечательная форма *Hydrichthys mirus*,^[304] которая, как предполагается, является гимнобластным гидроидом, но занимает очень неопределенное положение в системе, по-видимому, несколько изменена в своей структуре из-за паразитических привычек на рыбе *Seriola zonata*. *Corydendrium parasiticum* считается паразитом, живущим за счет *Eudendrium racemosum*. *Мнестра* - маленькая медуза, которая прикрепляется своим телом к моллюску *Филлироэи*, возможно, питается кожей или выделениями своего хозяина.

Почти все виды отряда обитают на мелководье. *Stylactis vermicola* и "претендентный" экземпляр *Monocaulus imperator* встречаются на глубине 2900 морских саженей, а некоторые виды родов *Eudendrium* и *Myriothela* опускаются в некоторых местах на глубину в несколько сотен морских саженей. *Cordylophora* - единственный известный род, обитающий в пресной воде. Из-за его привычки прикрепляться к деревянным опорам и, вероятно, к днищу барж, а также из-за его встречаемости в судоходных реках и каналах было высказано предположение, что *кордилофора* является лишь недавним пришельцем в нашу пресноводную систему. Он был найден в Англии в лондонских доках Виктория, на Норфолк-Бродс и в канале Бриджуотер. Он поднялся по Сене во Франции, и теперь его можно встретить в прудах Ботанического сада в Париже. Он также встречается в Эльбе и некоторых реках Дании.

Классификация гимнобластей пока не имеет удовлетворительной основы. В настоящее время описана водная стадия только у некоторых родов, из других известна только свободно плавающая медуза. До выяснения полной истории жизни какого-либо одного рода его положение в семействах, упомянутых ниже, может рассматриваться только как временное. Основными семействами являются:—

Семейство. Бугенвиллиевые. У зооидов гидросомы есть единственный венчик нитевидных щупалец у основания гипостомы. У *бугенвиллий*, принадлежащих к этому семейству, гонофоры высвобождаются в виде свободно плавающих медуз, ранее известных под общим названием *Гиппокрена*. У полностью взрослой медузы есть многочисленные щупальца, расположенные группами напротив окончаний четырех радиальных каналов. Обычно дополнительно имеются щупальцевые отростки (губные щупальца) на губах манубрия. *Бугенвиллия* - обычный британский зоофит ветвистого вида, обитающий на мелководье по всему побережью. Говорят, что медузой *бугенвиллии* *рамозы* является обыкновенная маленькая медуза *Маргелис рамоза*.^[305] Как и большинство гидроидов, он имеет широкое географическое распространение. Другими родами являются *Perigonimus*, у которого у медузы всего два щупальца; и *Dicoryne*, которая образует разрастающиеся колонии на раковинах гастропод и имеет свободные гонофоры, снабженные двумя простыми щупальцами, в то время как другие органы медузомеры заметно дегенерированы. У *Garveia* и *Eudendrium* гонофоры являются аделокодонными, у первого рода они возникают из стенки тела осевых зооидов колонии, а у второго - из гидроризы. *Стилактис* иногда протекает эпизоотически (с. 268). Среди родов, которые обычно относят к этому семейству, из которых известна только стадия медузомеры, являются *Lizzia* (очень распространенная британская

медуза) и *Раткея*. У *маргелопсиса* водная стадия состоит из единственного свободно плавающего зооида, который производит медуз путем геммирования.

Семейство. Podocorynidae. Зооиды имеют те же общие черты, что и бугенвиллиды, но перисарка не выходит за пределы гидроризы.

У *подокорин* и *гидрактиний*, принадлежащих к этому семейству, гидрориза образует покрытый коркой столон, который обычно встречается на раковинах гастеропод, содержащих живого рака-отшельника. У *Podocoryne* гонофоры представляют собой свободно плавающих медуз с коротким манубриумом, снабженным губными щупальцами. *Hydractinia* отличается от *Podocoryne* наличием полиморфных зооидов и аделокодоновых гонофоров.

Окаменелость, инкрустирующая раковину *Насса* из отложений плиоцена в Италии, была отнесена к роду *Hydractinia*, и четыре вида того же рода были описаны из отложений миоцена и Верхнего Гринсанда в этой стране.^[306] Это единственные известные в настоящее время окаменелости, которые можно рассматривать как гимнобластические гидроиды.

Медуза *Thamnostylus*, у которой всего два краевых щупальца и четыре очень длинных и сильно разветвленных губных щупальца, относится к этому семейству. Его гидросомная стадия неизвестна.

Семейство. Clavatellidae.—В это семейство входит род *Clavatella*, у зооидов которого из водорослей есть единственный венчик головчатых щупалец. Гонофор - свободная медуза, снабженная шестью раздвоенными головчатыми щупальцами.

Семейство. Кладонемиды.—Это семейство включает род *Cladonema*, у зооидов которого есть два кольца из четырех щупалец, причем губные щупальца головчатые, а аборальные нитевидные. Гонофор - это свободная медуза с восемью щупальцами, каждое из которых снабжено рядом любопытных головчатых щупальцевых отростков (рис. 131).

Семейство. Tubulariidae.—Это важное и космополитичное семейство представлено в Британских морях несколькими распространенными видами. Зооиды семейства *Tubularia* имеют два кольца из многочисленных нитевидных щупалец. Гонофоры аделокодониические и расположены на длинных цветоножках, прикрепленных к зооиду на верхней стороне аборального кольца щупалец. Личинка вырывается из гонофора и обрастает двумя щупальцами, которыми она бьет по воде и с помощью ресничек некоторое время удерживается на плаву. На этой стадии она известна как "Актинула".^[307]

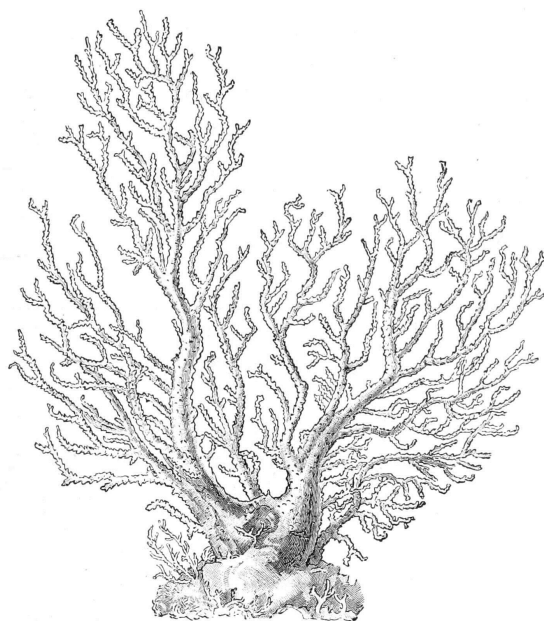


Рис. 133.—*Ceratella fusca*. О нац. размер. (В честь Болдуина Спенсера.^[308])

Семейство. Ceratellidae.—Колония *Ceratella* может достигать пяти дюймов в высоту. Стебель и основные ветви плотные и состоят из сети разветвляющихся анастомозирующих трубок, поддерживаемых толстой и покрытой фенестрацией хитиновой перисаркой. Вся ветвь заключена в общий слой эктодермы. Зооиды имеют разбросанные головчатые щупальца. Ceratellidae обитают на мелководье у побережья Нового Южного Уэльса, простираются вверх по побережью Восточной Африки до Занзибара, а также были описаны в Японии.

Семейство. Пеннариевые. На стадии гидромоза зооиды имеют многочисленные ротовые головчатые щупальца, разбросанные по гипостому, и единственный венчик базиллярных нитевидных щупалец. Медуза из *пеннарии*, широко распространенного рода, известна под названием *Globiceps*.

Семейство. Кориниды.—На стадии гидролиза зооиды этого семейства обладают многочисленными головчатыми щупальцами, расположенными в несколько колец или разбросанными.

У *кладокорин* щупальца разветвленные. *Syncoryne* - обычный и широко распространенный род с многочисленными неразветвленными головчатыми щупальцами, неравномерно распределенными по значительной длине стенки тела зооида. У многих видов гонофоры высвобождаются в виде медуз, известных под названием *Sarsia*, снабженных четырьмя нитевидными щупальцами и очень длинным манубриумом. У некоторых видов (*S. prolifera* и *S. siphonophora*) медузы размножаются бесполом путем образования гемм из длинного манубрия. Распространенной британской антомедузой этого семейства является *Дипурена*, но ее водная стадия неизвестна. В близкородственном роде *Coryne* гонофоры аделокодониические и обладают очень рудиментарными медузоидными признаками.

Семейство. Clavidae.— Это большое семейство, включающее множество родов, в некоторых из которых есть свободно плавающие медузы, в других - аделокодоновые гонофоры. В первую группу входит ряд океанических медуз, у которых водная стадия еще не обнаружена.

Зооиды водорослей имеют многочисленные разбросанные нитевидные щупальца. Свободно плавающие медузы имеют полые щупальца.

Clava содержит распространенный британский вид с ползучей гидроризой, часто прикрепляющейся к раковинам, и с аделокодоновыми гонофорами. *Cordylophora* - это род, который мигрировал в пресные воды в некоторых европейских регионах (см. стр. [269](#)). Он образует хорошо развитые ветвящиеся колонии, прикрепленные к деревянным воротам и опорам или к кирпичным берегам каналов. Несколько Anthomedusae, из которых водная стадия неизвестна, по-видимому, связаны с медузами этого семейства, но иногда выделяются как семейство **Tiaridae**. Из них *Tiara*, очень ярко окрашенная медуза, иногда достигающая высоты 40 мм, встречается на британских побережьях, а *амфинема* в сентябре в Плимуте встречается в значительном количестве. *Turritopsis* - медуза с водной стадией, похожая на *дендроклаву*. О *устыицах* см. стр. [415](#).

Семья. Corymorphidae.—В это семейство входит интересный британский вид *Corymorpha nutans*. Водная стадия состоит из одиночного зооида большого размера, 50-75 мм. в длину, снабжен двумя кольцами многочисленных длинных нитевидных щупалец. Свободно плавающие медузы образуются в большом количестве в области между двумя кольцами щупалец. Эти медузы ранее были известны под названием *Steenstrupia* и примечательны тем, что имеют только одно длинное монилиформное щупальце, противоположное одному из радиальных каналов.

Гигантский *Monocaulus imperator* компании Allman был добыт "Челленджером" на большой глубине 2900 морских саженей у берегов Японии. Он был почти восьми футов в длину. Совсем недавно Миядзима^[309] описал экземпляр с глубины 250 морских саженей в том же море, который был 700 мм. (27,5 дюйма) в длину. Экземпляр Миядзимы напоминает тех, что были описаны Марком в 300 морских саженях от тихоокеанского побережья Северной Америки как *Branchiocerianthus urceolus*, благодаря замечательной особенности отчетливого двустороннего расположения колец щупалец. Из-за несовершенной сохранности единственного экземпляра вида Allman's трудно определить, является ли он также двусторонне симметричным и принадлежит ли к тому же виду, что и экземпляры, описанные Марком и Миядзимой. Однако эти глубоководные гигантские виды, по-видимому, отличаются от *Corymorpha* наличием аделокодоновых гонофор.

Семейство. Hydrolaridae.—В это семейство входит замечательный род *Lar*, который был обнаружен Госсе прикрепленным к краю трубочек морского полихетового червя *Sabella*. У зооидов всего два щупальца, и в течение жизни они демонстрируют любопытные изгибающие движения, которые сравнивались с упражнениями гимнаста. Медузы (рис. 132, А и Б) долгое время были известны под названием *Willsia*, но Браун лишь недавно выяснил историю их жизни.^[310]

Семья. Monobrachiidae.—*Monobrachium*, обнаруженный в Белом море Мерещковским, образует стелющийся столон на раковинах *Теллины*. У зооидов водорослей есть только одно щупальце.

Семья. Myriothelidae.—Это семейство содержит единственный род *Myriothela*. Зооид водной стадии одинок и снабжен, как и у Corynidae, многочисленными разбросанными головчатыми щупальцами. Гонофоры переносятся бластостилами, расположенными над

областью щупалец. В дополнение к этим бластостилам, продуцирующим гонофоры, у *M. phrygia* имеются дополнительные бластостили, которые захватывают яйца, когда они вылетают из гонофор, и удерживают их до того момента, когда личинка будет готова к вылету. Аллман назвал их "застежками". У некоторых арктических видов Frl. Бонневи [\[311\]](#) показал, что они отсутствуют. Каждый зооид *M. phrygia* является гермафродитом.

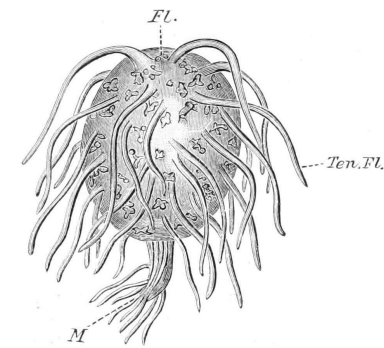


Рис. 134.—*Pelagohydra mirabilis*. Fl- поплавок; M - положение рта; Ten.Fl- нитевидные щупальца поплавка. (В честь Денди.)

Семейство. Pelagohydridae.—Это семейство было создано Денди [\[312\]](#) для получения *Pelagohydra mirabilis*, замечательного нового вида, открытого им на восточном побережье Южного острова Новой Зеландии. Гидросом является одиночным и свободно плавает, проксимальная часть тела модифицирована для образования поплавка, дистальная часть образует гибкий хоботок, заканчивающийся ртом, и группу разбросанных манубриальных щупалец. Щупальца нитевидные и разбросаны по поверхности поплавка. Медузы развиваются на столонах между щупальцами поплавка. У них есть щупальца, расположенные четырьмя радиальными группами по пять в каждой, по краю зонтика.

Как указал Хартлауб, [\[313\]](#) *Pelagohydra* - не единственный род, в котором плавает водоросль. Были обнаружены три вида рода *Margelopsis*, которые ведут пелагический образ жизни, и было показано, что два из них производят многочисленных свободно плавающих медуз путем геммирования; но в настоящее время нет оснований предполагать, что у этих форм наблюдается какая-либо обширная модификация аборальной оконечности зооида с образованием такого высокоспециализированного органа, как поплавок у *пелагогидр*.

Сходство с *Pelagohydra* неясно, поскольку наши знания о признаках Медузы несовершенны; но, согласно Dendy, она наиболее тесно связана с Corymorphidae. *Маргелопсис* относится к семейству бугенвиллиевых.

Отряд IV. Калиптобластии—Leptomedusae.

Стадия гидросоматоза характеризуется перисарком, который не только обволакивает стебель и ветви, как у многих гимнобластий, но продолжается в трубчатую чашечку или воротник, называемый "гидротека", который обычно обеспечивает эффективную защиту зооидам при втягивании. Одиночных калиптобластий обнаружено не было. У более простых форм колония состоит из ползучей гидроризы, из которой поодиночке возникают зооиды (*Clytia johnstoni*), но эти зооиды могут давать начало боковой почке, которая становится длиннее родительского зооида.

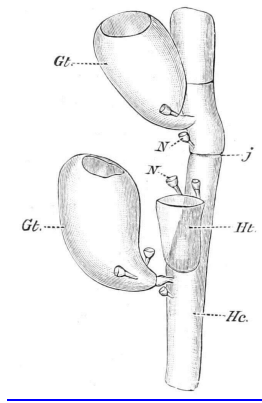


Рис. 135.— Часть гидрокладиума высушенного образца *Plumularia profunda*. *Gt*, гонотека; *Hc*, ножка гидрокладиума с суставчиками (*j*); *Ht*, одиночный гидротек; *N*, нематофоры. Сильно увеличенный. (После орехообразования.)

Более крупные колонии обычно образуются путем попеременного правого и левого отпочковывания от последнего образовавшегося зооида, так что в отличие от колонии гимнобластов апикальный зооид стебля является самым молодым, а не самым старым зооидом колонии. В ветвящихся колониях ось часто состоит из единственной трубки перисарки, которая может быть выстлана изнутри тканями эктодермы и энтодермы, образованными последовательностью зооидов, которые дали начало ветвям в результате геммации. Говорят, что такая основа моносифоническая.

Однако у некоторых более сложных колоний ножка состоит из нескольких трубочек, которые могут быть окружены или не быть окружены общей оболочкой из эктодермы и перисарки, как у *Ceratella* из *Gymnoblastea*. Такие стебли называются "полисифоническими" или "пучковидными". Полисифоническая основа может возникать более чем одним способом, и в некоторых случаях не совсем ясно, каким образом она возникла.^[314]

Во многих колониях зооиды размножаются только концевыми односифоническими ветвями, которые получили специальное название "гидрокладии". Гonoфоры калиптобластеи обычно переносятся рудиментарными зооидами, лишенными рта и щупалец ("бластостилей"), защищенными специально расширенной чашечкой перисарки, известной как "гонотека" или "гонангий". Форма и размер гонотек сильно различаются в зависимости от порядка. Они могут быть просто овальной формы, или шаровидной (*Schizotricha dichotoma*), или сильно удлинённой, с дистальными концами, переходящими в тонкие шейки (*Plumularia setacea*). Они шиповатые у *P. echinulata* и кольчатые у *P. halecioides*, *Clytia* и др.

У некоторых родов существуют специальные модификации ветвей и гидрокладий для защиты гонотек. Название "Филактокарпий" используется для обозначения структур, которые, очевидно, предназначены для этой цели. Филактокарпий родов *Aglaophenia* и *Thecosarpus* является самым крупным и наиболее примечательным из этой группы структур и получил специальное название "corbula". Чашелистик состоит из осевого стебля или корешка и ряда корешковых листьев, поочередно отходящих от корешка, загибающихся вверх, а затем внутрь, чтобы встретиться с листьями с другой стороны вверх, все вместе образуя стручковидное вместилище. Гонангии располагаются у основания каждого из щитковидных листьев. Существуют некоторые расхождения во мнениях относительно гомологии частей ножки, но шейка, по-видимому, принадлежит модифицированному

гидрокладии, поскольку обычно имеет в своем основании одну или несколько гидротек нормального типа. Щитковидные листья обычно описываются как модифицированные нематофоры (*вид ниже*), но, согласно Наттингу^[315], оснований считать их модифицированными нематофорами не больше, чем модифицированными гидротекками, и он рассматривает их как "просто модификацию структуры, изначально предназначенной для защиты неопределенного лица, особи, которая может стать либо саркостилем^[316], либо гидрантом".

Другие формы филактокарпов представляют собой модифицированные ветви, как у *Lytocarpus*, и те, которые морфологически являются придатками к ветвям, как у *Cladocarpus*, *Aglaophenopsis* и *Streptocaulus*.

Структуры, известные как "нематофоры" у *Calyptoblastea*, представляют собой теки модифицированных зооидов, сравнимые с дактилозооидами *Millepora*. Они образуют хорошо заметный признак очень большого семейства Plumulariidae, но они также встречаются у видов родов *Ophiodes*, *Lafoëina*, *Oplorhiza*, *Perisiphonia*, *Diplocyathus*, *Halecium* и *Clathrozoön* среди других *Calyptoblastea*. Дактилозоиды обычно представляют собой головчатые или нитевидные зооиды, без щупалец или рта, с твердой или иногда перфорированной сердцевинной энтодермы. Они содержат либо батарею нематоцист (*Plumularia* др.), либо специфические адгезивные клетки (*Aglaophenia* и некоторые виды *Plumularia*). Функции дактилозоидов заключаются в поимке добычи и защите колонии. При росте венчика *аглаофении* дактилозоиды, по-видимому, служат другой цели, а именно как временное прикрепление для удержания листьев вместе, в то время как сами края соединяются ценосарковыми трабекулами.

У очень большого количества *Calyptoblastea* гонофор представляет собой редуцированную медузу, которая никогда не покидает гонотеку, но в семействе Eucoridae гонофоры улетают в виде свободно плавающих медуз, проявляя определенные признаки. Гонады расположены не на манубриуме, как у Anthomedusae, а на суб-зонтичной стороне радиальных каналов. Краевыми органами чувств могут быть глазки или везикулярные статоцисты. Колокольчик обычно более уплощенный, а перышко меньше, чем у Anthomedusae, а манубрий короткий и четырехугольный. Такие медузы называются лептомедузами.

Лептомедузы многих специфических форм в изобилии встречаются на поверхности моря почти во всех частях света, но, за исключением некоторых родов Eucoridae и нескольких других, их связь с определенным калиптобластным гидросом точно не установлена. Возможно, предположение о том, что со временем окажется неоправданным, что все лептомедузы проходят стадию калиптобластической гидролиза.

Семейство. Aequoreidae.—В этом семействе водная стадия неизвестна, за исключением рода *Polysanna*, в котором она напоминает колокольчатую. Органами чувств медуз являются статоцисты. Радиальные каналы очень многочисленны, а половые железы имеют форму канатиков клеток, тянущихся вдоль всей их ротовой поверхности. *Aequorea* - довольно распространенный род с уплощенным зонтиком и очень рудиментарным листом, который может достигать размера 40 мм. в диаметре.

Семья. Thaumantiidae.—Медузы этого семейства отличаются от Aequoreidae наличием краевых глазков вместо статоцист. Известен только гидроним *Таумантиаса*, и он очень похож на *Обелию*.

Семья. Cannotidae.— Водоросль совершенно неизвестна. Медузы глазчатые, но радиальных каналов, вместо того чтобы быть неразделенными, как у Thaumantiidae, всего четыре, и они очень сильно разветвляются, прежде чем достигают кольцевого канала. Щупальца очень многочисленны. У рода *Polyorchisc* тихоокеанского побережья Северной Америки четыре радиальных канала дают начало многочисленным боковым коротким слепым ответвлениям и поэтому имеют замечательный перистый вид.

Семейство. Sertulariidae.—В этом семействе гидротеки сидячие и расположены двусторонне на стебле и ветвях. Общая форма колонии перистая, ветви обычно находятся на противоположных сторонах главного стебля. Гонофоры аделокодониические. *Сертулярия* образует более или менее древовидные колонии, вырастающие из ползучего столона, прикрепленного к камням и раковинам. Существует множество видов, некоторые из которых очень распространены на британском побережье. Многие экземпляры оторваны от своих насадок штормами или рыбацкими тралами и выброшены на песок или пляж вместе с другими зоофитами. Популярное название одного из самых распространенных видов (*S. abietina*) - "морская пихта". Род имеет широкий географический и батиметрический ареал. Другим распространенным британским видом, часто выбрасываемым приливом в больших количествах, является *Hydrallmania falcata*. У него тонкие спирально закрученные стебли и ветви, а гидротеки расположены односторонне.

Род *Grammaria*, иногда выделяемый в отдельное семейство, отличается от *Sertularia* несколькими признаками. Стебель и ветви состоят из ряда трубочек, которые значительно сжаты. Род ограничен южными морями.

Семейство. Plumulariidae.—Гидротеки сидячие, расположены в один ряд на стебле и ветвях. Нематофоры присутствуют всегда. Гонофоры аделокодоновые. Это семейство является самым крупным и широко распространенным из всех семейств Hydrozoa. Наттинг подсчитал, что в нем содержится более четверти всех гидроидов мира. Описано более 300 видов, и более половины из них обитают в регионах Вест-Индии и Австралии. Представители семейства в изобилии встречаются на глубинах до 300 морских саженей и нередко до 500 морских саженей. Лишь несколько видов иногда встречались на глубине более 1000 морских саженей.

Наличие нематофоров можно рассматривать как наиболее характерную черту семейства, но аналогичные структуры обнаружены и у некоторых видов, принадлежащих к другим семействам (стр. [277](#)).

Семейство делится на две группы родов: ELEUTHEROPLEA и STATOPLEA. У первых нематофоры расположены на тонкой ножке, которая допускает большее или меньшее движение, а у вторых нематофоры сидячие. Роды *Plumularia* и *Antennularia* относятся к элеутерококку. Первый - очень крупный род, включающий несколько распространенных британских видов, отличающихся перисто расположенными концевыми ветвями, а второй, представленный *A. antennina* и *A. ramosa* на британском побережье, отличается тем, что концевые ветви расположены в виде вертицилл.

Двумя наиболее важными родами статоплей являются *Aglaophenia* и *Cladocarpus*. Первый представлен несколькими видами в европейских водах, второй встречается только в американских.

Семейство. Hydroceratinidae.—Колония состоит из массы переплетенных гидрориз со скелетом в виде анастомозирующих хитиновых трубочек. Гидротеки рассеянные, трубчатые и сидячие. Присутствуют нематофоры. Гонофоры, вероятно, аделокодоновые.

Это семейство было образовано для замечательного гидроида, *Clathrozoön wilsoni*, описанного У. Б. Спенсером из Виктории.^[317] Зооиды сидячие и происходят более чем из одной из многочисленных анастомозирующих трубок стебля и ветвей. Вся поверхность усеяна огромным количеством маленьких и очень простых дактилозооидов, защищенных трубчатыми нематофорами. До настоящего времени было получено всего несколько экземпляров, самый крупный из которых имеет 10 дюймов в высоту и 4 дюйма в ширину. По общему виду он имеет некоторое сходство с веерообразной *горгонией*.

Семейство. Campanulariidae.Гидротеки этого семейства — плодоножечные, а гонофоры аделокодоновые.

У космополитичного рода *Campanularia* стебель односифонический, а у *hydrothesae* колокольчатый. Несколько видов этого рода очень распространены в скальных бассейнах нашего побережья между отметками прилива. *Halecium* характеризуется рудиментарным характером своих гидротек, которые неспособны принимать зооиды даже в состоянии максимального втягивания. Род *Lafoea* примечателен развитием большого количества плотно упакованных гонотек на гидроризе, каждая из которых содержит бластостиль, несущий по одному гонофору, а у самки - по одной яйцеклетке. Эта группа гонотеков

рассматривалась как отдельный род гидроидов и была названа *Coppinia*.^[318] *Lafoea dumosa* с гонотеками типа, описанного как *Coppinia arcta* встречается на британском побережье.

Perisiphonia - интересный род из глубоководных районов Азорских островов, Австралии и Новой Зеландии, со стеблем, состоящим из множества отдельных трубочек.

Род *Zygophylax*, обитающий в 500 морских саженях от Зеленого Мыса, представляет значительный интерес благодаря наличию по одному нематофору с каждой стороны гидротеки. По словам Квелча, его следует отнести к отдельному семейству.

У *Ophiodes* длинные и очень активные защитные зооиды, защищенные нематофорами. Встречается в зоне Ламинарии на английском побережье.

Семейство. Эвкопидовые. Водная стадия этого семейства очень похожа на стадию Campanulariidae, но гонофоры представляют собой свободноплавающих медуз типа лептомедуз.

Одним из наиболее известных родов является *Obelia*, несколько видов которого являются одними из самых распространенных гидроидов британского побережья.

Clytia johnstoni также является очень распространенным гидроидом, растущим на красных водорослях или листьях сорняка *Zostera*. Он состоит из ряда прямостоячих, простых или слегка разветвленных стеблей, произрастающих из ползучей гидроризы. При освобождении медузы имеют шаровидную форму, с четырьмя радиальными каналами и четырьмя краевыми щупальцами, но эта медуза, как и многие другие представители отряда, претерпевает значительные изменения в форме, прежде чем достигает половозрелой стадии.

Phialidium temporarium является одной из самых распространенных медуз нашего побережья и иногда встречается косяками. Представляется вероятным, что это Медуза *Clytia johnstoni*.^[319] Некоторыми авторами медуза, известная как *Эпентезис*, также считается Медузой *Клитии*.

Семейство. Dendrograptidae.—Это семейство включает в себя ряд окаменелостей, которые имеют определенное явное сходство с Calyptoblastea. У *диктионемы*, распространенной в ордовикских породах Норвегии, но также встречающейся в палеозойских породах Северной Америки и в других местах, ископаемое образует веерообразные колонии тонких нитей, объединенных множеством поперечных спаек, а у хорошо сохранившихся образцов концевые ветви несут хорошо выраженные односерийные гидротеки. У некоторых видов обнаружены гонотеки другого характера, которые были интерпретированы как гонотеки и нематофоры соответственно.

Другими родами являются *Dendrograptus*, *Тамнографтуси* несколько других из силурийских слоев.

Отряд V. Graptolitoidea.

Большое количество окаменелостей, обычно называемых граптолитами, встречающихся в палеозойских слоях, обычно рассматриваются как скелетные остатки древней группы Hydrozoa.

В более простых формах ископаемое состоит из тонкого прямого стержня, несущего с одной стороны ряд маленьких чашечек. Предполагается, что чашечки содержали гидроидные зооиды и поэтому должны рассматриваться как эквивалент hydrothecae, а ось представляет собой ось колонии или ветви Calyptoblastea. Однако у некоторых форм с двумя рядами чашечек на оси (*Диплограптус*) было показано, что чашечки отсутствуют на значительной части одного конца оси и что оси нескольких радиально расположенных особей слиты вместе и объединены в центральную круглую пластинку. Более того, во многих образцах обнаружен ряд пузырьков, немного больших по размеру, чем чашечки, прикрепленных к пластинке и расположенных по кругу у основания осей. Эти пузырьки называются гонотеками.

Открытие центральной пластинки и так называемых гонотек предполагает, что обычное сравнение граптолита с сертуляриевым гидроидом ошибочно, и что колония или особь при жизни представляла собой более или менее радиально симметричную плавающую форму, подобную Медузе, от которой в виде окаменелостей обычно сохраняются только дистальные отростки (возможно, щупальца).

Доказательств того, что граптолиты были Hydrozoa, на самом деле очень мало, но доказательств их родства с каким-либо другим типом животного царства не существует.^[320] Поэтому удобно рассмотреть их в этом месте и рассматривать их, временно, как относящиеся к Calyptoblastea.

Орден делится на три семейства.

Семейство 1. Monoprionidae.—Чашечки расположены последовательно с одной стороны от оси.

Основными родами являются *Monograptus*, с прямой, изогнутой или спиралевидной осью, из многих горизонтов силурийских толщ; *Rastrites*, со спирально закрученной осью, силурийский; *Didymograptus*, ордовикский; и *Coenograptus*, ордовикский.

Семейство 2. Diprionidae.—Чашечки расположены в два или четыре вертикальных ряда по оси.

Диплограптус, ордовик и силурийский; *Климакограптус*, ордовик и силурийский; и *Филлограптус*, у которого ось и чашечки расположены таким образом, что они напоминают яйцевидный лист.

Семейство 3. Retiolitidae.—Чашечки расположены бисериально по сетчатой оси.

Ретиолиты, ордовик и силурий; *Стоматографтус*, *Ретиографтус* и *Глоссографтус*, ордовик.

Ископаемые кораллы, возможно, родственны водорослям.

Среди множества ископаемых кораллов, которые обычно относят к Hydrozoa, род *Porosphaera* представляет интерес, поскольку часто предполагается, что он связан с *Millepora*. Он состоит из шаровидных масс около 10-20 мм. В диаметре встречается в верхнемеловых слоях. В центре обычно находится инородное тело, вокруг которого в результате концентрического инкрустирующего роста образовался коралл. Идущие радиально от пор на поверхности к центру, имеются многочисленные канальцы, которые имеют определенное общее сходство с поровыми трубками *Millepora*. Мономорфный характер этих трубочек, их очень маленький размер, отсутствие ампул и общая текстура коралла - вот признаки, которые очень отчетливо отличают это ископаемое от любых современных гидроидных кораллов. *Porosphaera*, следовательно, вероятно, не была Гидрозоной и уж точно не имела отношения к недавнему виду *Millepora*.

Близкородственными к *Porosphaera*, по-видимому, являются другие шаровидные, эллипсоидальные или веретенообразные кораллы из различных слоев, такие как *лофтусия* из Персидского эоцена, *паркерия* из Кембриджских зеленых песков и *гетерастридиум* из Альпийского Триаса. У последнего из названных, по-видимому, наблюдается диморфизм радиальных трубок.

Родственными этим родам, опять же, но встречающимися в виде толстых, концентрических известковых пластинок, являются роды *Ellipsactinia* и *Sphaeractinia* из верхней юры.

Другой важной серией ископаемых кораллов является семейство **Stromatoporidae**. Эти окаменелости обнаружены в огромных слоях многих палеозойских пород и, должно быть, сыграли важную роль в геологических процессах того периода. Они состоят из ряда известковых пластинок, разделенных значительными промежутками, покрывающих инородные тела различного вида. Иногда они плоские и пластинчатые, иногда шаровидной или узловатой формы. Пластины в некоторых случаях перфорированы пластинчатыми, вертикальными или радиальными порами, но во многих других эти поры отсутствуют. Зоологическое положение строматопорид очень неопределенно, но в настоящее время нет никаких убедительных доказательств того, что они являются Hydrozoa.

Строматопора распространена в девоне, а также встречается в силурийских толщах. *Каннопора* из девона имеет хорошо выраженные пластинчатые поры и часто встречается в коменсальной ассоциации с другими кораллами (*Aulopora* или *Syringopora*).

Порядок VI. Стилистерина.

Роды, включенные в этот отряд, напоминают *Millepora* по образованию массивного известкового скелета и постоянному диморфизму зооидов, но во многих отношениях они сильно отличаются от признаков Milleporina.

Колония имеет древовидный рост, ветви часто растут только в одной плоскости, образуя дряблость. Известковый скелет на значительную глубину продырявлен гастрозоидами, дактилозоидами и питательными каналами, а гастропоры и дактилопоры не снабжены пластинками, за исключением родов *Pliobothrus* и *Sporadopora*. Признаком, который дал ордену его название, является конический, иногда факелообразный выступ у основания

гастропоры, называемый "стилем", который несет складку эктодермального и энтодермального слоев стенки тела и может служить для увеличения всасывающей поверхности пищеварительной полости. У некоторых родов выемка также присутствует в дактилопоре, и в этом случае она служит дополнительной поверхностью для прикрепления мышц-ретракторов. Поры разбросаны по всем сторонам коралла у родов *Sporadopora*, *Errina* и *Pliobothrus*; у *Spinipora* и *Steganopora* разбросанные дактилопоры расположены на концах трубчатых шипиков, которые выступают из общей поверхности коралла, при этом гастропоры расположены неравномерно между шипиками. У *Phalangopora* поры расположены правильными продольными линиями, а у *Distichopora* они расположены в основном рядами по краям уплощенных ветвей, при этом один ряд гастропор окружен одним рядом дактилопор с каждой стороны. У остальных родов поры расположены определенными циклами, которые часто отделены друг от друга значительными интервалами и имеют, особенно в высушенном скелете, определенное сходство с чашечками некоторых зоантарийских кораллов.

У *криптохелии* циклы закрыты крышкообразным выступом из соседней эктодермы (рис. 136, 1 1, 1 2). Гастрозоиды короткие и обычно снабжены переменным количеством маленьких головчатых щупалец. Дактилозоиды нитевидные и лишены щупалец, энтодерма их осей твердая и скаляриевидная.

Гонофоры *Stylasterina* расположены в больших овальных или сферических полостях, называемых ампулами, и их присутствие обычно можно обнаружить по куполообразным выступам, которые они образуют на поверхности коралла. Женский гонофор состоит из подушечки в форме блюда из складчатой энтодермы, называемой "трофодиск", которая служит для питания единственной крупной яйцеклетки, насыщенной желтком, которую она вынашивает; и тонкой обволакивающей мембраны, состоящей по меньшей мере из двух слоев клеток. Яйцеклетка оплодотворяется, когда она еще находится внутри ампулы, и не выходит наружу до тех пор, пока не достигнет стадии твердой реснитчатой личинки. Таким образом, все *Stylasterina* являются живородящими. У гонофора самца трофодиск намного меньшего размера, который иногда (*Аллопора*) продолжается в столбчатый отросток или лопатку, пронизывающую большую часть гонады. Сперматозоиды выходят через своеобразный носикообразный проток, который перфорирует поверхностную стенку ампулы. У некоторых родов (*Distichopora*) в каждой ампуле находится по несколько мужских гонофоров.

Гонофоры *Stylasterina* рассматривались как сильно измененные медузообразные гонофоры, и эта точка зрения, возможно, окажется правильной. Однако в настоящее время доказательства их происхождения от медуз не являются убедительными, и вполне возможно, что они имели совершенно независимое происхождение.

Distichopora и некоторые виды *Stylaster* обитают на мелководье в тропиках, но большинство родов приурочены к глубоководью или очень большой глубине и имеют широкое географическое распространение. До сих пор на территории Великобритании не было обнаружено ни одного вида.

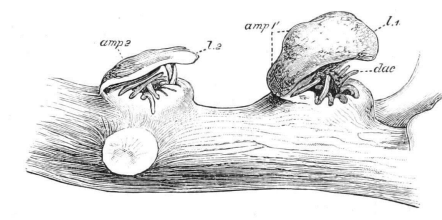


Рис. 136.— Часть ветви *Cryptohelia ramosa*, показывающая крышки *l* 1 и *l* 2, покрывающие циклосистемы, вздутия, образованные ампулами в крышках *amp*¹, *amp*², и дактилозоиды, *dac*. × 22. (По Хиксону и Ингленду.)

Несколько экземпляров вида *Stylaster* были найдены в третичных отложениях и на некоторых возвышенных пляжах более позднего происхождения, но этот отряд не представлен в более старых слоях.

Семейство. Stylasteridae.—Все известные в настоящее время роды включены в это семейство.

Sporadopora - единственный род, который имеет поверхностное общее сходство с *Millepora*. Он образует массивную, ветвящуюся белую кораллу с неравномерно разбросанными по поверхности порами и, подобно многим разновидностям *Millepora*, не организован в циклосистемы. Однако его можно сразу отличить по наличию длинной кисточки в каждой из желудочно-кишечных пор. Ампулы большие, но обычно настолько глубоко погружены в цененхим, что их присутствие невозможно обнаружить с поверхности. Он был обнаружен у берегов Рио-де-ла-Платы на глубине 600 морских саженей "Челленджером".

У *Errina* поры иногда разбросаны неравномерно, но у *E. glabra* они расположены рядами по бокам ветвей, в то время как у *E. ramosa* гастропоры расположены только по углам ветвей. Дактилопоры расположены на узкообразных выступах коралла. Ампулы выступают вперед. В каждой ампуле самца есть несколько гонофор, но только по одному в каждой ампуле самки. Этот род очень широко распространен в воде на глубине от 100 до 500 морских саженей.

Phalangopora отличается от *Errina* отсутствием фасетки в гастропоре; Маврикий.— *Плиоботрус* также не имеет фасона в гастропоре и встречается на глубине 100-600 морских саженей у берегов Атлантического океана в Америке.

Distichopora - важный род, который встречается почти во всех мелководных морях тропической и полутропической частей света и может даже процветать в скальных бассейнах между отметками прилива. Она почти всегда ярко окрашена — фиолетовая, фиалковая, бледно-коричневая или розово-красная. Колония обычно образует небольшой пузырек с анастомозирующими ветвями, а поры расположены в три ряда: средний ряд гастропор и два боковых ряда дактилопор по бокам ветвей. Каждая гастропора имеет длинный вырост. Ампулы многочисленные и выступающие, расположены на передней и задней сторонах ветвей. Каждая ампула содержит один гонофор в женской колонии и два или три гонофора в мужской.

Spinipora - редкий род, произрастающий у берегов Рио-де-ла-Плата на глубине 600 морских саженей. Ветви покрыты тупыми шипами. Эти шипы имеют короткую желобковидную

канавку на вершине, которая ведет в дактилопору. Гастропоры снабжены насадкой и расположены между колючками.

Стеганопора^[321] из пролива Джилоло, на расстоянии около 600 морских саженей, очень похожа на *Спинипору* по внешним признакам, но отличается от нее отсутствием выемок в гастропорах и широкими связями между гастропорами и дактилопорами.

Stylaster является крупнейшим и наиболее широко распространенным родом семейства и демонстрирует значительный диапазон строения у многих содержащихся в нем видов. Он встречается во всех теплых морях мира, обитая между отметками прилива в несколько морских саженей и простираясь на глубину до 600 морских саженей. Многие экземпляры, но особенно те, что водятся на очень мелководье, имеют красивую розовую окраску. Коралл древовидный и обычно дрябловидный. Поры распределены правильными циклосистемами, иногда только на одной поверхности коралла, иногда по бокам ветвей, а иногда распределены равномерно. Имеются фасетки как в гастропорах, так и в дактилопорах.

Allopora трудно отделить от *Stylaster*, но эти виды обычно более устойчивы по внешнему виду, а ампулы не так заметны, как на более тонких ветвях *Stylaster*. Встречается на глубине 100 морских саженей в норвежских фьордах. Очень крупный красный вид (*A. nobilis*) встречается в заливе Фолс, мыс Доброй Надежды, на глубине 30 морских саженей. В этой местности кораллы встречаются в больших подводных слоях или лесах, и трал, который проходит над ними, разрывается на куски твердыми толстыми ветвями, некоторые из которых имеют дюйм или более в диаметре.

Astylus - род, обитающий в южной части Филиппинского моря на глубине 500 морских саженей. Отличается от *Stylaster* отсутствием фасолины в гастропоре.

Cryptohelia - интересный род, обитающий как в Атлантическом, так и в Тихом океанах на глубинах от 270 до примерно 600 морских саженей. Циклосистемы закрыты выступающей крышкой или крышечкой (рис. 136, / 1, / 2). Ни в гастропорах, ни в дактилопорах нет выемок. Ампулы выступают вперед и иногда располагаются в крышках. В каждой ампуле женской колонии есть несколько гонофор, а в ампуле мужской колонии их очень много.

ГЛАВА XI

ВОДОРΟΣЛИ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ТРАХОМЕДУЗЫ—NARCOMEDUSAE—SIPHONOPHORA

Отряд VII. Трахомедузы.

Отряды Trachomedusae и Narcomedusae, вероятно, тесно связаны друг с другом и с некоторыми семействами медуз, в настоящее время включенными в отряд Calyptoblastea, и представляется вероятным, что, когда станут известны истории жизни еще нескольких родов, три отряда будут объединены в один. Очень мало известно о гидросомной стадии трахомедуз, но Брукс^[322] показал, что у *Лириопы*, а Мурбах^[323], что у *гонионемы*, оплодотворенная яйцеклетка дает начало *гидроподобной* форме, и у последней это

демонстрирует процесс размножения путем геммирования, прежде чем дать начало медузам. Таким образом, любое общее утверждение о том, что развитие трахомедуз является прямым, было бы неверным. Тот факт, что уже известные гидросомы являются эпизоотическими или свободно плавающими, не дает важного признака для отличия от *Leptomedusae*, поскольку вполне возможно, что в этом отряде медуз гидросомы многих родов могут быть сходны по форме и повадкам с гидросомами *Liriope* и *Gonionema*.

Свободный край зонтика трахомедуз цельный, то есть он не лопастной и не бахромчатый, как у *Narcomedusae*. Органы чувств представляют собой статоцисты, каждая из которых состоит из пузырька, образованного более или менее полной складкой окружающей стенки края зонтика, содержащего редуцированное щупальце, похожее на щелчок, нагруженное на своем конце статолитом.

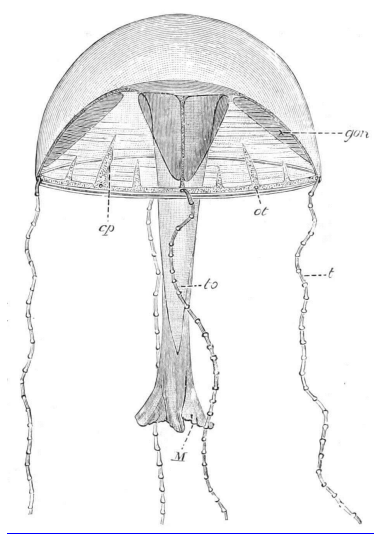


Рис. 137.—*Лириопна розовая*, одна из *Geryoniidae*, из западной части Северной и Центральной Америки. Размер 15-20 мм.

Цвет розовый. *cp*, центростремительный канал; *угольник*, гонада; *M*, рот на конце длинного манубрия; *st*, статоциста; *t*, щупальце; *to*, язык. (После Мааса.)

Эта статоциста иннервируется наружным нервным кольцом. По-видимому, существует очень заметная разница между этими краевыми органами чувств у некоторых из наиболее известных примеров трахомедуз и соответствующими органами лептомедуз. Отсутствие ножки, поддерживающей статолит, и иннервация отоцисты внутренним, а не наружным нервным кольцом у лептомедуз образуют признаки, которые могут иметь дополнительное значение, но не могут рассматриваться как абсолютное различие двух отрядов. Статохаб из *Trachomedusae*, вероятно, является более примитивным из двух типов и представляет собой уменьшенное в размере краевое щупальце зонтика, нагруженное статолитом и окруженное мезоглоей. Промежуточные стадии между этим типом и обычным щупальцем уже были обнаружены и описаны. У того типа, который обычно встречается у *Leptomedusae*, модифицированное щупальце еще больше редуцировано, и все, что от него можно узнать, - это статолит, прикрепленный к стенке статоцисты, но промежуточные стадии между двумя типами наблюдаются у семейства *Olindiidae*, при которых ножка, поддерживающая статолит, постепенно переходит в ткань, окружающую статолит, с одной стороны, и стенку пузырька, с другой. Радиальных каналов насчитывается четыре или восемь или более. Они сообщаются по краю зонтика с кольцевым каналом, от которого в стенке зонтика к центру

Медузы отходят несколько коротких глухих трубочек (рис. 137, *ср*). Эти "центростремительные каналы" подвержены значительным вариациям, но являются полезными признаками для отличия трахомедуз от лептомедуз. Щупальца расположены по краю зонтика, их четыре или восемь, а в некоторых случаях и больше. Гонады расположены, как и у *Leptomedusae*, на суб-зонтичной стороне радиальных каналов.

У *Gonionema turbachii* из оплодотворенных яиц появляется свободно плавающая реснитчатая личинка овальной формы с одним полюсом длиннее и уже другого. Рот появляется впоследствии на более узком полюсе. Личинка располагается на более широком полюсе, на свободном конце появляется рот, и через несколько дней образуются два, а позже еще два щупальца (рис. 138).

На этой стадии личинку можно назвать *гидроподобной* по характеру, и, как показано на рис. 138, она питается и ведет независимое существование. Из стенок его тела возникают почки, которые отделяются от родительской особи и дают начало походящим на *гидру* особям. Таким образом, бесполое поколение дает начало новым особям путем геммации, как в гидроне *Calyptriblastea*. Происхождение медуз от этой *гидроподобной* стадии не было удовлетворительно определено, но представляется вероятным, что в процессе метаморфозы гидриформные особи непосредственно превращаются в медузу.^[324]

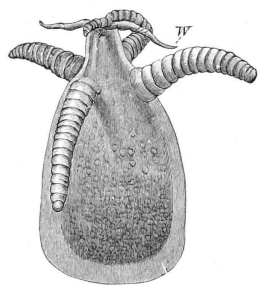


Рис. 138.—Гидроподобная стадия развития *Gonionema turbachii*. Одно из щупалец несет червяка (W) ко рту. Щупальца показаны очень сильно сжатыми, но они способны удлиняться до длины 2 мм. Высота зооида около 1 мм. (По Перкинсу.)

В процессе развития *Лириопы* свободно плавающая личинка превращается в водообразного человека с четырьмя щупальцами и чрезвычайно удлиненным гипостомом, или манубриумом; и, по словам Брукса, она претерпевает метаморфозу, которая непосредственно превращает ее в Медузу.

Не может быть никаких сомнений в том, что у большого числа *Trachomedusae* развитие происходит напрямую, оплодотворенная яйцеклетка дает начало медузине без вмешательства гидросомной стадии. Однако в некоторых случаях (*Geryonia* и др.) щупальца появляются в процессе развития до того, как появляются какие-либо следы подзатыльниковой полости, и это было истолковано как временная, но определенная гидроидная стадия. Можно предположить, что устранение водной стадии у этих кишечнополостных может быть связано с их адаптацией к жизни в океане вдали от побережья.

Во время роста Медузы от младшей до взрослой стадии, вероятно, происходят некоторые изменения не маловажного характера, и это может доказать, что несколько родов, отнесенных в настоящее время к одному и тому же или даже разным семействам, являются

стадиями развития одного и того же вида. Например, при развитии *Lirianta appendiculata*,^[325] На первой стадии появляются четыре междиальных щупальца, которые исчезают и заменяются четырьмя радиальными щупальцами на второй стадии.

Как и многие другие группы свободно плавающих морских животных, Trachomedusae имеют очень широкое географическое распространение, и некоторые роды могут оказаться почти космополитичными, но большинство видов, по-видимому, характерны для более теплых регионов открытого моря. Иногда их находят у поверхности, но чаще всего они плавают на глубине от нескольких морских саженей до ста и более от поверхности. Пектиллиды, по-видимому, обитают на дне моря на больших глубинах.

Основными семействами Trachomedusae являются:—

Семейство. Olindiidae.—Это семейство, по-видимому, структурно и в процессе развития наиболее тесно связано с Leptomedusae, и действительно рассматривается Гото^[326] как тесно связанное с Eucoridae в этом порядке. У них есть два набора щупалец, велярные и эксумбреллярные; статоцисты многочисленны, по два с каждой стороны от эксумбреллярных щупалец. Радиальных каналов четыре или шесть. Щупальце хорошо развитое, квадратное, с отчетливыми губами. На каждом наружном щупальце имеется клейкий диск.

Роды: *Olindias*, *Olindioides*, *Gonionema* (рис. 139) и *Halicalyx*.

Как и в других семействах медуз, распространение родов очень широкое. *Olindias mülleri* встречается в Средиземном море, *Olindioides formosa* у берегов Японии, *Gonionema turbachii* в изобилии встречается в пруду с угрями в Вудс-Холле, Соединенные Штаты Америки, и *Halicalyx* у берегов Флориды.

Здесь могут быть упомянуты два рода, хотя их систематическое положение друг относительно друга и других медуз не было удовлетворительно определено.

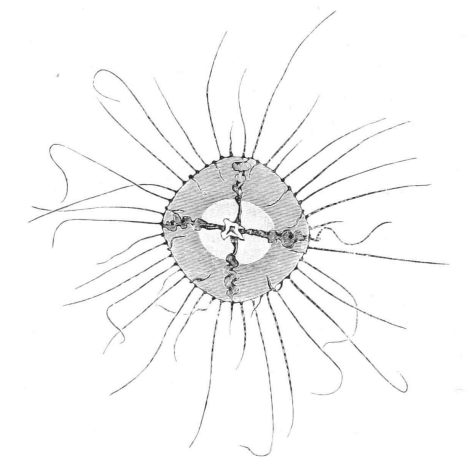


Рис. 139.—*Gonionema turbachii*. Взрослая медуза, изображенная перевернутой и цепляющейся за дно. Нац. размер. (В честь Перкинса.)

Limnocoedium sowerbyi - небольшая медуза, которая была впервые обнаружена в аквариумах Королевы Виктории в Ботаническом саду Риджентс-парка в Лондоне в 1880 году.

Недавно он появился в аквариуме королевы Виктории в парке Бет д'Ор в Лионе.^[327] Поскольку на момент своего открытия это была единственная известная пресноводная медуза, она вызвала значительный интерес, и этот интерес не уменьшился, когда особенности ее строения были описаны Ланкестером и другими. У него довольно сплюснутый зонтик с цельным краем и многочисленными краевыми щупальцами, манубрий длинный, четырехгранный, с четырьмя отчетливыми губами. Имеется четыре радиальных канала, и мужские гонады (все обнаруженные образцы были мужского пола) представляют собой мешковидные тела, расположенные под зонтиком в средних точках четырех радиальных каналов. По этим признакам род демонстрирует общее сходство с Olindiidae. Сложный вопрос о происхождении статолитов из первичных зародышевых слоев эмбриона и некоторые другие моменты в мельчайшей анатомии Медузы навели на мысль, что *Limnocodium* не относится должным образом ни к одному из других отрядов. Гото,^[328] однако, в недавней статье подтверждает мнение о сходстве *Limnocodium* с Olindiidae.

История жизни *Limnocodium* неизвестна, но любопытная гидроидная форма, прикрепленная к корням *понтедерии*, была найдена в том же резервуаре, что и медузы, и это, по всей вероятности, представляет водную стадию ее развития. Медузы образуются, по-видимому, в результате процесса поперечного деления запаса гидроидов^[329] в некоторых отношениях аналогичного тому, который наблюдается при образовании некоторых медуз Acraspedote. Это совершенно не похоже на бесполой способ образования медуз у любой другой краспедотической формы. Кроме того, строение этого гидроида сильно отличается от строения любого другого гидроида, и, следовательно, отношения рода с Trachomedusae нельзя рассматривать как очень близкие.

Limnocodium был обнаружен только в несколько искусственных условиях аквариумов в ботанических садах, и его родина неизвестна, но его связь с кувшинкой *Victoria regia*, по-видимому, указывает на то, что его родина находится в тропической Южной Америке.

Limnocyda tanganyicae - еще одна замечательная пресноводная медуза диаметром около семи восьмых дюйма, обитающая в озерах Танганьика и Виктория-Ньянза в Центральной Африке.^[330] Он отличается от *Limnocodium* наличием короткого, похожего на воротничок манубриума с большим круглым ртом, составляющим две трети диаметра зонтика, и несколькими другими немаловажными особенностями. В мае и июне он производит большое количество бутонов-медуз путем геммирования на манубрии, а в августе и сентябре в той же ситуации формируются половые органы.

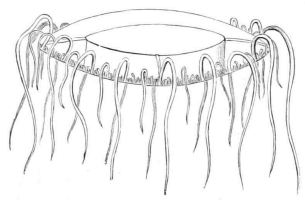


Рис. 140.—*Limnocyda tanganyicae*. × 2. (After Günther.)

Фиксированная водная стадия, если такая стадия встречается в истории жизни, не была обнаружена; но м-р Мур^[331] полагает, что развитие происходит непосредственно от реснитчатых плоских желез к медузам. Предполагается, что появление *лимнокниды* в озере Танганьика, по мнению того же органа, дает вескую поддержку мнению о том, что это озеро

представляет собой остатки моря, которое в юрские времена покрывало часть африканского континента. Эта теория, однако, подверглась негативной критике с нескольких сторон.^[332]

Характер манубриума и расположение половых клеток позволяют предположить, что *Limnocoidea* имеет сходство с *Narcomedusae* или *Anthomedusae*, но краевые органы чувств, количество и расположение щупалец, демонстрирующие значительное сходство с таковыми у *Limnocoidea*, оправдывают более удобный план отнесения двух родов к одному семейству.

Семейство. Petasidae.—Род *Petasia* представляет собой небольшую медузу с четырьмя радиальными каналами, четырьмя гонадами, четырьмя щупальцами и четырьмя свободными краевыми статорахбами. Несколько других родов, связанных с *Petasia*, демонстрируют простые признаки в том, что касается каналов и краевых органов, но поскольку о любом из родов известно очень мало, семейство может рассматриваться только как предварительное. *Petasia* встречается в Средиземном море и у берегов Канарских островов.

Семейство. Трахинемиды.—В этом семействе имеется восемь радиальных каналов, а статорогии погружены в краевой пузырь. *Трахинема*, характеризующаяся очень длинным манубриумом, является нередкой медузой Средиземноморья и восточной части Атлантического океана. Многие виды мелкие, но *T. funerarum* иногда имеет диск диаметром два дюйма. *Homosonema* и *Pentachogon* имеют многочисленные очень короткие щупальца.

Семейство. Пектиллиды.—Это семейство содержит несколько глубоководных видов с признаками, сходными с признаками предыдущего семейства, но щупальца снабжены концевыми присосками. *Пектиллис* встречается в Атлантическом океане на глубине более 1000 морских саженей.

Семейство. Aglauridae.—Лучевых каналов восемь, а статорогии обычно свободны. В манубрии имеется палочковидный выступ мезоглоии из аборальной стенки полости желудка, покрытый тонким эпителием энтодермы, который занимает значительную часть просвета манубрия. Этот орган можно назвать языком. *Аглаура* имеет восьмиугольный зонтик и манубрий, который не выступает за пределы слизистой оболочки. Встречается в Атлантическом океане и Средиземном море.

Семейство. Geryoniidae.—В этом семействе имеется четыре или шесть радиальных каналов, подреберья погружены в мезоглою, а в манубрии присутствует язычок. *Лириона* (рис. 137) иногда достигает трех дюймов в диаметре. У нее очень длинная верхняя губа, а язык иногда выступает за пределы рта. Есть четыре очень длинных радиальных щупальца. Встречается в Атлантическом океане, Средиземном море, а также в Тихом и Индийском океанах. *Geryonia* имеет более широкое географическое распространение, чем *Лириона*, и иногда достигает четырех дюймов в диаметре. Он отличается от *Лирионы* наличием шести или кратных шести радиальных каналов. *Кармарина* Средиземного и других морей становится крупнее даже *Гериины*, от которой отличается расположением центростремительных каналов.

Лирианта аппендикулярная иногда встречается на южном побережье Англии в сентябре, октябре или в другое время.

Приказ VIII. Наркомедусы.

Narcomedusae отличаются от Trachomedusae тем, что край зонтика разделен на несколько долей, и тем, что гонады располагаются на подзатыльниковой стенке полости желудка, а не на радиальных каналах. Щупальца расположены на небольшом расстоянии от края зонтика в точках на аборальной поверхности, соответствующих углам между лепестками зонтика. Между основанием щупальца и краевым углом находится участок измененного эпителия, называемый "перониум". Манубрий обычно короткий, а рот ведет в расширенную камеру желудка, которая снабжена дольчатыми дивертикулами, доходящими до оснований щупалец. Маргинальные органы чувств имеют форму незащищенных статорогаблей. Очень мало известно об истории жизни любого из Narcomedusae. У *Cunoctantha octonaria* своеобразная реснитчатая личинка с двумя щупальцами и очень длинным хоботком вскоре развивает еще два щупальца и заползает в раструб Anthomedusan *Turritopsis*, где, прикрепленная своими щупальцами, ведет паразитический образ жизни. Прежде чем превратиться в Медузу, она дает начало ряду похожих особей путем геммации, все из которых со временем становятся Медузами. Паразитарная стадия часто рассматривается как представитель водной стадии, уменьшенной и адаптированной к океаническому образу жизни взрослой особи.

У *Cunina proboscidea* и некоторых других видов очень замечательный метод размножения был описан Мечниковым, названный им "спорогонией". В этих случаях молодые половые клетки (мужские или женские) переходят из гонады родительницы в мезоглею зонтика, где партеногенетически развиваются в реснитчатые морулы. Они выходят по радиальным каналам в полость желудка и там образуют столон, из которого путем геммирования образуются молодые медузы. У *C. proboscidea* эти молодые медузы похожи на род *Solmaris*, но у *C. rhododactyla* они имеют форму родительницы. В некоторых случаях реснитчатые личинки вообще покидают родительницу и прикрепляются к *герионии* или какой-либо другой медузе, где образуют столон.

Этот очень интересный метод размножения нельзя рассматривать как примитивный и он не проливает света на происхождение отряда. Это можно было бы рассматривать как дальнейшую стадию дегенерации водной стадии в ее адаптации к паразитическому существованию.

Narcomedusae имеют широкое географическое распространение. Виды *Aeginopsis* встречаются в Белом море и Беринговом проливе, но эти роды более характерны для более теплых вод. Некоторые виды обитают на средней глубине, а *кунарха* была найдена в 1675 морских саженях от Канарских островов, но чаще они встречаются на поверхности моря или вблизи нее.

Семейство. Cunanthidae.—Narcomedusae с большими дивертикулами желудка, соответствующими по положению основаниям щупалец. *Cunina* и *Cunoctantha*, встречающиеся в Средиземном море, а также в Атлантическом и Тихом океанах, принадлежат к этому семейству. У *кунины* щупалец может быть восемь или несколько кратных четырем от восьми до двадцати четырех. У *куноктанты* количество щупалец, по-видимому, постоянно равно восьми.

Семейство. Peganthidae.—Похоже, в этом семействе нет желудочных мешочков. Виды *Pegantha* обитают на глубинах около 80 морских саженей в Индийском и Тихом океанах.

Семейство. Aeginidae.—Большие желудочные мешки этого семейства чередуются с основаниями щупалец. *Эгина* встречается в Атлантическом и Тихом океанах. *Эгинопсис*.

Семейство. Solmaridae.—В этом семействе желудочные мешочки различны, иногда соответствуют основаниям щупалец, иногда чередуются с ними. Кольцевой канал представлен у некоторых родов сплошными тяжами энтодермы. *Солмарис* иногда появляется в проливе Ла-Манш, но, вероятно, это пришелец из более теплых регионов Атлантического океана. Он в изобилии встречается в ноябре на западном побережье Ирландии.

Порядок IX. Сифонофоры.

В таком порядке натуралист обнаруживает собранное вместе множество очень красивых, нежных прозрачных организмов, к которым может быть применен общий термин "медузы", хотя их организация гораздо сложнее и ее трудно описать, чем у любого из медуз. У некоторых водорослей уже было замечено явление диморфизма. В этих случаях одна группа особей в колонии выполняет функции жаления и ловли пищи, а другая - функции пожирания и переваривания ее. У многих сифонофор, по-видимому, существуют колонии особей, в которых разделение труда развито гораздо глубже, чем у упомянутых выше диморфных водорослей. Существуют не только специализированные гастрозоиды и дактилозоиды, но и гонозоиды, зооиды для продвижения колонии по воде ("nectocalyces"), защитные зооиды ("hydrophyllia") и в некоторых случаях специализированный зооид для гидростатических функций; все это образует плавающую полиморфную колонию. Но эта концепция построения сифонофоры - не единственная, получившая поддержку. Некоторые зоологи рассматривают тело сифонофорана не как колонию особей, а как единую особь, у которой различные органы размножились и смещены.

Размножение или повторение органов, которые обычно единичны у каждой особи, не является чем-то неизвестным у других водорослевых. Например, у медузы гимнобластной *Syncoryne*, обычно известной как *Sarsia*, иногда наблюдается заметное разрастание манубриума, и были найдены экземпляры с тремя или четырьмя длинными манубриями, прикрепленными трубчатым стеблем к центру зонтика. Более того, этот комплекс manubria может отделиться от зонтика и в течение значительного времени вести независимое существование.^[333]

Если мы рассматриваем манубрий медузы как орган тела животного, можно было бы счесть очевидным, что феномен, наблюдаемый у медуз из *Синкорины*, является случаем простого повторения частей особи; но способность группы манубрий вести независимое существование делает ее интерпретацию как группы органов предметом некоторых неудобств. Если мы можем постичь идею о том, что орган может отделиться и вести независимое существование, то нет причин, по которым мы не должны рассматривать саму Медузу из *Синкорины* как орган, и мы должны прийти к парадоксальному выводу, что в отношении нескольких родов и семейств Hydrozoa мы в настоящее время ничего не знаем об особях, а только об их органах свободного плавания, и что у других особей особь дегенерировала, хотя один из ее органов сохранился.

Однако нет убедительных аргументов в поддержку либо концепции о том, что тело сифонофорана представляет собой колонию особей, либо что это особь с разрозненными органами. Эти две концепции иногда называют теориями "Полиличности" и "Полиорганности" соответственно. Трудность вызвана невозможностью дать какое-либо удовлетворительное определение биологическим терминам "орган" и "особь" в случае Hydrozoa. У высших животных, где соотношение частей гораздо более сложное и существенное, чем у кишечнополостных, можно установить определенный предел объема этих терминов, но у низших животных представление о том, что называется органом, сливается с тем, что называется индивидуумом, и никакой определенной границы между ними в Природе не существует. Следовательно, трудность является постоянной, и, используя выражение "колония" для обозначения сифонофорантного тела, следует понимать, что оно используется скорее для удобства, чем потому, что оно представляет единственно правильную концепцию организации этих замечательных кишечнополостных.

Рассматривая Siphonophora как полиморфные колонии, можно обнаружить следующие формы зооидов.

Нектокалии. Нектокалии имеют форму зонтика медузы, прикрепленного к столону колонии аборальным полюсом. Они снабжены ворсинкой и, как правило, четырьмя радиальными каналами и кольцевым каналом. Манубрия нет, а краевые щупальца и органы чувств зачаточны или отсутствуют. В каждой колонии может быть один или несколько нектокалий, и их функция заключается в том, чтобы ритмичными сокращениями продвигать колонию по воде (рис. 142, N).

Гастрозоиды.— Это трубчатые или мешковидные зооиды, снабженные ртом и прикрепленные своим аборальным концом к столону (рис. 142, Г). В некоторых случаях аборальная область зооида дифференцируется как желудок. Она расширена и содержит пищеварительные клетки, ротовая оконечность или отросток более узкий и прозрачный. В некоторых случаях рот представляет собой простое круглое отверстие на конце отростка, но в других он расширен, образуя губу, похожую на трубу.

Дактилозооиды. У *Velella* и *Porpita* дактилоз—зооиды в общих чертах похожи на щупальца многих медуз. Они расположены в виде оборки по краю колонии, и каждая состоит из простой трубки эктодермы и энтодермы, заканчивающейся шишковатым концом, богато усеянным нематоцитами.

Однако у многих других сифонофор дактилозоиды представляют собой очень длинные и сложные нити, которые простираются на большое расстояние от колонии в море. Наиболее сложного состояния они достигают в чашечкофорах.

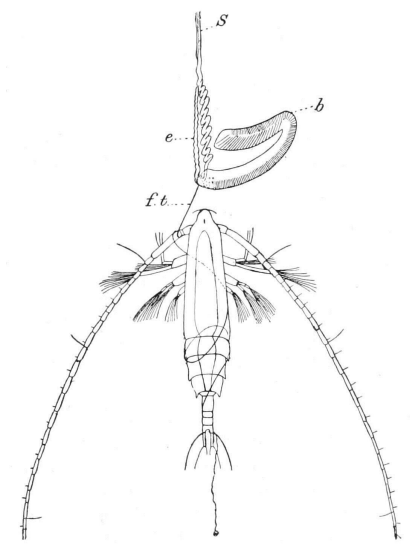


Рис. 141.— Маленькое ракообразное (*Rhinocalanus*), пойманное концевой нитью (*ft*) батареи из *Stephanophyes*. *b*, проксимальный конец батареи с наиболее мощными нематоцистами; *e*, эластичная лента; *S*, ножка, поддерживающая батарею на дактилозооиде. (Вслед за Чуном.)

Дактилозооид в этих формах имеет полую ось, а просвет является непрерывным с полостью соседнего гастрозооида. На оси через равные промежутки расположен ряд щупалец ("тентилла"), и каждое из них поддерживает вздутие в форме почки, "книдосак", или батарейку, которая иногда защищена капюшоном. Каждая батарейка содержит огромное количество нематоцист. У *Stephanophyes*, например, в каждой батарее насчитывается около 1700 нематоцист четырех различных видов. На конце аккумулятора находится тонкая клеммная нить накаливания. Действие батареи в *Stephanophyes*, по словам Чуна, [334] очень сложное. Концевая нить заарканивает добычу и выпускает на нее свои несколько слабые нематоцисты (рис. 141). Если это убивает его, дактилозооид сокращается и передает добычу гастрозоид. Если животное продолжает бороться, оно подтягивается к дистальному концу батарейки и получает разряд большого количества нематоцист; и если это также не останавливает его жизнь, мембрана, покрывающая самые крупные и мощные нематоцисты на проксимальном конце всей батарейки, разрывается, и в нее выпускается последний залп жалящих нитей.

Более крупные нематоцисты этих батарей у *Siphonophora* являются одними из самых крупных, обнаруженных у кишечнорастворимых, достигая от 0,5 до 0,1 мм. в длину, и они часто способны наносить болезненные укусы коже человека. Виды *Physalia*, обычно называемые "португальскими военными кораблями", имеют, пожалуй, худшую репутацию в этом отношении, поскольку боль не только сильная, но и длится долгое время.

Гидрофильность.—У многих сифонофор встречается ряд коротких, безротовых, неполных зооидов, которые, по-видимому, не выполняют никакой другой функции, кроме экранирования или защиты других, более жизненно важных частей колонии. Они состоят из оси твердой мезоглоэи, покрытой слоем уплощенной эктодермы, и могут иметь пальцевидную или треугольную форму. У *Agalma* и *Praya* канал энтодермы перфорирует мезоглою и заканчивается небольшим ртом на свободном конце. У *Athoria* и *Rhodophysa* гидрофилия заканчивается небольшим количеством нектокаликса.

Пневматофор. У всех сифонофор, за исключением *Calysorhagae*, на одной стороне или на одном конце колонии находится пузырь, содержащий газ, [335] который служит поплавком для

поддержания колонии в воде. Этот пузырек или пневматофор, вероятно, во всех случаях является сильно модифицированным нектокаликсом. Он демонстрирует большие различия в размере и структуре в группе. Иногда он относительно очень большой, как у *Физалии* и *велеллы*, иногда очень маленький, как у *физофоры*. У некоторых родов она снабжена апикальной порой (*Rhizophysa*) или базальной порой у других (*Auronectidae*), но обычно она закрыта. В многокамерном пневматофоре *Chondrophoridae* имеется несколько пор.

У многих форм можно распознать две отдельные части пневматофора — дистальную область, выстланную хитином,^[336] вероятно, представляющую суб-зонтичную полость нектокаликса, и небольшую воронкообразную область, выстланную эпителием, гомология которого является предметом споров. Считается, что газ выделяется этим эпителием. У *Auronectidae* область с секреторным эпителием относительно большая и имеет более сложный гистологический характер. Примечательно также, что в этом семействе пора сообщается не с выстланной хитином областью, а непосредственно с выстланной эпителием областью.

У чашекофор нет пневматофора, но в этом подотряде дивертикул канала энтодермы выделяет шарик масла, который может выполнять ту же гидростатическую функцию.

The *Столон* - это общий стебель, который поддерживает различные зооиды колонии. У *Calysophorae* столон представляет собой длинную, тонкую и чрезвычайно сократительную нить, прикрепленную одним концом к нектокаликсу и несущую зооиды прерывистыми группами. Эти группы зооидов, расположенные с интервалами на столоне, называются "кормидиями". Столон представляет собой трубку с очень толстыми стенками. Его просвет выстлан реснитчатой энтодермой с круглыми мышечными отростками, а поверхность покрыта эктодермой, также снабженной круглыми мышечными отростками. Между этими двумя слоями находится относительно толстая мезогля, на внешней стороне которой видны глубокие и сложные складки и бороздки, поддерживающие сложную систему продольных мышечных волокон. У многих *Physonectidae* столон длинный и нитевидный, но не такой сократительный, как у *Calysophorae*, но у других он значительно уменьшен в длине и относительно толще. Уменьшение длины столона сопровождается усложнением структуры, простое трубчатое состояние заменяется губчатым комплексом трубок, покрытых общей оболочкой эктодермы. У *Auronectidae* столон представлен конической или полусферической губчатой массой, несущей зооидеи, а у *Rhizophysaliidae* и *Chondrophoridae* он становится дискообразной или лентообразной подушечкой, распространяющейся по нижней стороне пневматофора.

Гонозоиды. Гонозооиды представляют собой простые трубчатые отростки, прикрепленные к столону, которые несут медузообразные или дегенеративные медузообразные гонофоры. У хондрофорид гонозоид есть рот, но у большинства сифонофор у них нет ни рта, ни щупалец. В некоторых случаях, таких как *Anthophysa*, колонии обоеполые — гонофоры мужского и женского пола переносятся отдельными гонозооидами, но в других (например, в *физалии*) колонии кажутся однополыми.

Как правило, гонофоры *Siphonophora* не покидают родительскую колонию в виде свободноплавающих медуз, но исключение имеет *Velella*, которая производит ряд мелких свободноплавающих медуз, ранее описанных Гегенбауром под общим названием *Chrysomitra*. У этой медузы есть велум, единственное щупальце, от восьми до шестнадцати

радиальных каналов, и она несет гонады на коротком манубриуме. Медуза из *Велеллы* на самом деле обладает основными признаками Anthomedusae.

Наши знания об истории жизни сифонофоры очень неполны, но из разрозненных наблюдений есть указания на то, что, по крайней мере, у некоторых родов она может быть очень сложной.

Оплодотворенная яйцеклетка *велеллы* дает начало плануле, которая опускается на дно моря и превращается в замечательную личинку, известную как *Conaria* larva. Эта личинка была обнаружена Вольтереком¹³³⁷ на глубинах 600-1000 метров в большом количестве. Она очень нежная и прозрачная, но энтодерма красная (цвет, столь характерный для животных, обитающих в глубоководье), и ее можно рассматривать, по сути, как глубоководную личинку. Личинка поднимается на поверхность и принимает форму, известную как личинка *ратарулы*, которая имеет простой однокамерный пневматофор, содержащий газ, и рудимент паруса. В отличие от *Conaria*, *ратарула* синего цвета. С развитием зооидов на нижней стороне этой личинки (*т.е.* на стороне, противоположной пневматофору) проявляется определенная окторадиальная симметрия: в течение некоторого времени на стенке пневматофора было восемь дактилозооидов и восемь определенных складок. Однако эта окторадиальная симметрия вскоре утрачивается по мере увеличения количества складок в пневматофоре и количества щупалец.

Вполне вероятно, что у Siphonophora, как и у многих других кишечнополостных, выработка особью половых клеток не является признаком завершения ее жизненного цикла. Возможно, существует две или более фазы жизни, на которых достигается половая зрелость.

Пример сложной жизненной истории обнаружен у вида Calycophoran *Muggiaea kochii*. Эмбрион дает начало форме с единственным нектокаликсом, которая похожа на *одноглазку*, и это путем отпочкования второго нектокаликса дает форму, которая имеет замечательное сходство с *двухглазкой*, но первичный нектокаликс дегенерирует и отпадает, в то время как вторичный приобретает признаки единственного нектокаликса *Muggiaea*. Столон *Muggiaea* производит серию кормидий, и по мере развития половых клеток кормидий у основания каждой из них образуется особый нектокаликс, и группа зооидов выделяется в самостоятельную колонию, ранее известную как *Eudoxia eschscholtzii*. Аналогичным образом кормидии *Doramasia picta* дают начало половозрелым свободноплавающим моногастральным формам, известным под названием *Ersaea picta* (рис. 142). В этих случаях представляется возможным, что выработка зрелых половых клеток ограничивается стадиями *зудоксии* и *эрзеи* соответственно, но вполне вероятно, что у других видов кормидии не отделяются от столона или могут отделяться только от более старых колоний.

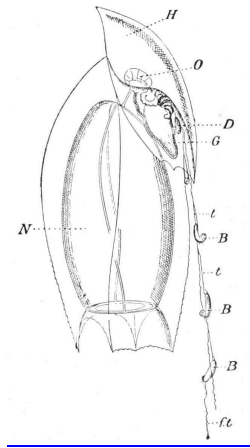


Рис. 142.—Группадорамазий пикта, плавающих в свободном плавании. В, В, батареи нематоцист, переносимых чечевицей; D, дактилозоид; G, гастрозоид; H, гидрофилий; N, нектокаликс; O, олеоциста; ft, концевая нить накала батареи; t, t, чечевица. Гонозоид скрыт гастрозоид. × 10. (Вслед за Чуном.)

Сифонофоры - это, по существу, свободно плавающие пелагические организмы. Некоторые из них (Auronectidae), по-видимому, приспособились к глубоководному образу жизни, другие обычно обитают в промежуточных водах, но большинство встречается с пелагическим планктоном на поверхности открытого моря или очень близко к ней. Хотя можно сказать, что отряд космополитичен по своему распространению, сифонофоры встречаются в большом количестве и разнообразии только в субтропических и тропических зонах. В умеренной и арктической зонах они относительно редки, но *Galeolaria biloba* и *Physophora borealis*, по-видимому, являются истинно северными формами. Единственными британскими видами являются *Muggiaea atlantica* и *Cupulita sarsii*. *Velella spirans* время от времени приплывает из Атлантики к нашим западным берегам, и иногда большое количество пневматофоров этого вида можно найти выброшенными на берег. *Diphyes* sp., *Physalia* sp. и *Physophora borealis* также иногда заносятся к берегам Великобритании течением Гольфстрим.

Чашечки обычно совершенно бесцветные и прозрачные, за исключением маслянистых шариков в олеоцисте, которые имеют желтый или оранжевый цвет. Однако многие другие сифонофоры имеют прозрачный, глубокий индиго-синий цвет, подобный цвету многих других компонентов планктона.

Большинство сифонофор, хотя, строго говоря, и являются поверхностными животными, обычно находятся под водой; однако крупные пневматофоры *Velella* и *Physalia* выступают над поверхностью, и поэтому преобладающий ветер часто сносит этих животных на большие отмели или уносит на берег. В Ментоне, на Средиземном море, *Велеллу* иногда заносит в гавань в бесчисленных количествах. Агассис упоминает ряды темно-синих велелл, выброшенных на берег у побережья Флориды; а небольшой вид голубой *физалии* часто можно увидеть длинными рядами на берегу некоторых островов Малайского архипелага.

Пища большинства сифонофор состоит из мелких ракообразных и других мельчайших организмов, но некоторые из более крупных форм способны ловить и пожирать рыбу. Бигелов утверждает [338], что большая *физалия* схватит и сожрет взрослую макрель. Способ, которым он питается, описывается следующим образом: "Он плавает в море, спокойно ожидая, когда какая-нибудь беспечная особь ударится головой об одно из щупалец. Рыба при ударе ужалена сотами крапивы и, вероятно, прикреплена ими к щупальцу. Пытаясь

убежать, рыба тянет за щупальце. Вызванное таким образом напряжение на его плодоножке действует как стимул, по-видимому, на какой-то тамошний центр, который заставляет его сокращаться. Рыбу таким образом вытягивают так, чтобы она касалась липких устьев извивающихся сифонов [*т.е.* гастрозооидов]. Как только рты, покрытые клейким веществом и снабженные клеточками крапивы, прикоснутся к рыбе, они быстро прилипнут, сначала несколько, а постепенно все больше. Рты открываются, и их губы растягиваются над рыбой до тех пор, пока не соприкоснутся, так что к моменту смерти рыба оказывается заключенной в плотный пакет, состоящий из губ дюжины или более сифонных ртов. Здесь рыба переваривается. По мере того, как она начинает разлагаться, частично переваренные фрагменты попадают в желудки прикрепленных сифонов (гастрозоидов). Наевшись, они отделяются от остатков рыбы, процесс переваривания в желудках завершается, и питательная жидкость распределяется..."

Вследствие крайне неудовлетворительного состояния наших знаний об истории жизни сифонофор классификация отряда представляет необычайную трудность.

Подотряд I. Calycophorae.

Отличительной чертой этого подотряда является отсутствие пневматофора.

Колония обычно состоит из длинного, тонкого, сократительного столона, снабженного на одном конце одним, двумя или несколькими нектокалиями. На столоне расположены несколько групп ("кормидии") полиморфных зооидов.

Нектокалии имеют хорошо развитую пленку, четыре радиальных канала и мышечную зонтичную стенку. Особой особенностью нектокалика этого подотряда является дивертикул (олеоциста) из одного из радиальных каналов, содержащий окрашенный шарик масла. Функция этой маслянистой шарика, вероятно, аналогична функции пневматофора и помогает мышечным усилиям нектокалицитов удерживать колонию на плаву. Один из нектокалицитов каждой колонии имеет на одной стороне глубокую эктодермическую складку, которая часто превращается в ямку. На дне этой ямы прикрепляется конец столона, весь который с его многочисленными кормидиями может быть удален в укрытие ямы, когда угрожает опасность. Кормидии состоят по меньшей мере из четырех видов зооидов: гастрозооида с трубообразным ртом, вооруженного нематоцистами, длинного дактилозооида, снабженного серией тентилл, и рудиментарного гонозооида, несущего множество мужских или женских медузообразных гонофоров. Эти три вида зооидов частично покрыты и защищены изогнутым филлозооидом в форме щита или гидрофиллием.

Каждая из кормидий однополая, но колония в целом обычно гермафродитная, мужские и женские кормидии регулярно чередуются, или мужские кормидии располагаются на нектокалициновой половине, а женские кормидии - на противоположной половине столона.

К семействам Calycophorae относятся:—

Семейство. 1. Monophyidae.—В этом семействе имеется единственный нектокалик конической или митрообразной формы. Кормидии отделяются по мере того, как *свободно плавающие* евдоксии или эрзеи.....

Подсемейство. 1. SPHAERONECTINAE.— Первичный нектокаликс сохраняется на протяжении всей жизни —*Одноцветные и сферонекты*.

Подсемейство. 2. CYMBONECTINAE.—Первичный нектокаликс отбрасывается и заменяется вторичным и постоянным нектокаликсом —*Cymbonectes, Muggiaea и Doramasia*.

Семейство 2. Diphyidae.Первичный митрообразный нектокаликс отпадает и заменяется двумя вторичными округлыми, призматическими или пирамидальными гетероморфными нектокаликсами.

Это семейство включает несколько подсемейств, которые объединены в две группы: Diphyidae Oppositae, у которых два вторичных колокольчика расположены напротив друг друга и не имеют выраженных гребней; и Diphyidae Superpositae, у которых один из двух вторичных нектокаликов расположен перед другим, и каждый нектокаликс снаружи снабжен очень четкими и часто крыловидными гребнями. У всех Diphyidae Oppositae кормидии остаются прикрепленными, тогда как у большинства Diphyidae Superpositae они становятся свободно плавающими, как у Monophyidae.

Подсемействами **Diphyidae Oppositae** являются:-

Подсемейство. 1. AMPHICARYONINAE.—Один из двух вторичных нектокаликов сверху уплощается, образуя щиток, и в то же время его подзатыльниковая полость атрофируется, а радиальные каналы сокращаются. *Митрофий*, Атлантический океан.

Подсемейство. 2. Молитвы.—В колонии имеется пара крупных тупых нектокалициев с относительно небольшой подзатыльниковой полостью. *Прая*, Средиземное море и Атлантический океан.

Подсемейство 3. DESMOPHYINAE.—Колония содержит большое количество резервных или третичных нектокалиций, расположенных в два ряда. *Десмофиес*, Индийский океан.

Подсемейство 4. STEPHANOPHYINAE.—Имеется четыре нектокаликса, расположенных в горизонтальной плоскости. Каждая из кормидий несет нектокаликс, который периодически заменяется. Это подсемейство образовано для *Stephanophyes superba* с Канарских островов. Он достигает длины 25 см. и, вероятно, является самым крупным и красивым из всех Calycophoridae.^[339]

В группу **Diphyidae Superpositae** входят следующие:—

Подсемейство 1. GALEOLARINAE.-Галеолярии.

Младшая семья. 2. Дифиопсины.—*Diphyes*.

Подсемейство. 3. Абилиновые.—*Abyla*.

Эти подсемейства отличаются друг от друга характером и формой нектокалий и другими признаками. Они распространены по всему миру, *Двудомные* и *галеолярии* простираются на север до Арктических морей. *Дифайес* британец.

Семейство 3. Polyphyidae.—Нектокалии многочисленны и расположены в два ряда. Кормидии остаются прикрепленными.

Семейство включает роды *Polyphyes* и *Hipporodius*, оба, вероятно, космополитичны в теплых водах.

Подотряд II. Физофоры.

В этом подотряде первичный нектокаликс дает начало определенному пневматофору. Существует четыре семейства.

Семейство 1. Physonectidae. В этом, самом крупном семействе подотряда, имеется моноталамический пневматофор, поддерживающий столон, который у некоторых форм имеет большую длину, но у других редуцирован до обрубка или подушечки, на которой обычно встречаются несколько нектокалий, гидрофиллии, гастрозоиды, гонозоиды и тентиллы.

Основными подсемействами являются:-

АГАЛЬМИНЫ.—С длинным столоном, несущим на верхнем конце (*т.е.* на конце рядом с пневматофором) два ряда нектокалий. Другие зоиды расположены в кормидиях на столоне, каждый из которых покрыт гидрофиллом. Дактилозоиды с тентиллой. *Агальма* и *Купулита*, Средиземное море.

АРОЛЕМИНАЕ.—Похожи на вышеупомянутые, но без тентиллы. *Аполемия*— этот род достигает длины двух-трех метров. Средиземное море. *Дицимба*, Индийский океан.

PHYSOPHORINAE.—Пневматофор пропорционально крупнее, чем у представителей предыдущих семейств. Столон короткий, с рядами нектокалий на верхнем конце. Гастрозоиды, дактилозоиды и гонозоиды расположены в виде вертицилл в нижней расширенной части столона. Гидрофиллии отсутствуют. *Физофора*, обитающая в районах с теплой морской водой.

Семья. 2. Auronectidae.—Пневматофор крупный. Столон редуцирован до губчатой массы ткани на нижней стороне пневматофора, и на нем расположены многочисленные кормидии, расположенные по спирали. Из основания пневматофора выступает своеобразный орган, называемый "аурофором", снабженный апикальной порой. Этот орган был описан как специально модифицированный нектокаликс, но, вероятно, это специализированное развитие высланной эпителием части пневматофора других физофор. *Auronectidae* встречаются только на значительных глубинах, от 300 до 1400 морских саженей, и, вероятно, специально приспособлены к этой среде обитания. *Родалия*, *Стефалия*, Атлантический океан.

Семейство 3. Rhizophysaliidae.—Пневматофор крупный или очень крупный в этом семействе. Зооиды расположены горизонтальными рядами на нижней стороне пневматофора (*физалия*) или в виде спирали на коротком столоне (*Эпибулия*). Здесь нет ни нектокалиций, ни гидрофиллий.

Род *Physalia* - печально известные "португальские военные корабли". Пневматофор представляет собой крупный пузыреподобный пузырек, иногда достигающий длины 12 см. Один вид, описанный Геккелем под общим названием *Caravella*, имеет пневматофор длиной 30 см и более, а дактилозооиды достигают длины 20 метров. Любопытно, что известны только мужские колонии *Physalia*, и предполагается, что женские могут иметь совершенно иную форму.^[340] У *эпибулии* мочевой пузырь намного меньше, чем у *физалии*. Оба рода имеют космополитическое распространение на поверхности теплых морей.

Семейство 4. Chondrophoridae. Это семейство стоит совершенно отдельно в подотряде Physophorae и выделено в отдельное подразделение подотряда Чаном, который дает ему название TRASCHEOPHYSA. Основными отличительными признаками семейства являются крупный политаламический пневматофор и единственный крупный центральный гастрозооид.

Колония имеет форму диска и имеет внешнее сходство с Медузой. На верхней стороне находится уплощенный пневматофор, покрытый складкой ткани, непрерывной с тканью по краю диска. У *Велеллы* с верхней стороны поднимается вертикальный треугольный парус или гребень, но у *Порпиты*.

Устье гастрозооида открывается в большую пищеварительную полость, и между ней и нижней поверхностью пневматофора находится железистая губчатая ткань, называемая печенью. Печень простирается по всей нижней стороне пневматофора и посылает отростки по краю диска в ткани его верхней поверхности. Тесно связанный с печенью и проникающий в ее промежутки орган, который, по-видимому, полностью состоит из нематоцист, происходит из эктодермы и называется центральным органом. По краю диска имеется бахрома простых пальцевидных дактилозооидов, а между дактилозооидами и расположенным в центре гастрозооидом расположены многочисленные гонозооиды. Каждая из гонозоид снабжена отдельным ртом и несет гонофоры, которые покидают организм до созревания гонад в виде свободно плавающих медуз, называемых *Chrysomitra*. Пневматофор состоит из ряда кольцевых камер, расположенных концентрически вокруг центральной исходной камеры, сформированной из модифицированного зооида. Эти кольцевые камеры сообщаются друг с другом и имеют в каждой по две поры (пневматопилы), открывающиеся сверху наружу. Однако наиболее примечательной особенностью системы является ряд тонких разветвляющихся трубочек ("трахей"), которые проходят от кольцевых камер пневматофора вниз, в печеночную массу, и разветвляются там.

Есть два хорошо известных рода: *Velella* с парусом и *Porpita* без паруса. Оба они обитают на поверхности более теплых регионов великих океанов и в Средиземном море. *Велеллу* иногда заносит к берегам Великобритании из Атлантики.

Род *Discalia* имеет гораздо более простую окторадиальную структуру. Он был найден на глубинах 2600 и 2750 морских саженей в Тихом океане.

ГЛАВА XII

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): SCYPHOZOA = SCYPHOMEDUSAE

КЛАСС II. СЦИФОЗ = SCYPHOMEDUSAE

Сцифоз - это медузообразные рыбы, обычно плавающие на поверхности моря или вблизи нее. Некоторые формы (Stauromedusae) прикрепляются к камням и сорнякам черешковым продолжением аборальной области зонтика. Однако, за этим исключением, все они во взрослой стадии имеют строение типа медузы, имеющее колоколообразный или дисковидный зонтик, от нижней поверхности которого зависит манубрий, несущий рот или (у Rhizostomata) многочисленные рты.

Хотя многие виды не превышают дюйма или нескольких дюймов в диаметре, другие достигают очень больших размеров, и именно среди Scyphozoa мы находим самых крупных особей зооидов из кишечнополостных. Некоторые дискофоры имеют диск диаметром три-четыре фута, а один экземпляр, добытый Антарктической экспедицией 1898-1900 годов, весил 90 фунтов.^[341] Обыкновенная медуза, *Aurelia*, обитающая у наших берегов, принадлежит к виду, который, по-видимому, очень изменчив как по общим признакам, так и по размеру. Экземпляры, добытые "Сибогей" на Малайском архипелаге, имели размеры от 6 до 64 см в диаметре. Окраска очень изменчива, оттенки зеленого, синего, коричневого и фиолетового заметны у многих видов; но бледный молочно-голубой оттенок, пожалуй, самый распространенный, ткани обычно менее прозрачны, чем у медуз из Hydrozoa. Цвет кубомедуз обычно желтый или коричневый, но *Charybdea xaymacana* бесцветный и прозрачный. Глубоководные виды, особенно Periphyllidae, обычно имеют непрозрачный коричневый или темно-красный цвет. Плавающие на поверхности формы, такие как обыкновенная *Aurelia*, *Pelagia*, *Cyanea*, обычно однородного бледно-молочно-голубого или зеленого цвета. Обычно окраска равномерно распределена, но иногда поверхность зонтика покрыта неправильными коричневыми или желтыми пятнами, как у *Dactylometra* и многих других. У статорихабров часто бывает особый цвет, который делает их заметными у живых медуз, а губы или части губ манубриума обычно имеют цвет или тон, отличный от цвета зонтика.

Нет никаких оснований полагать, что общая окраска любой из этих медуз имеет защитное или предупреждающее значение. Почти все крупные виды, будь то голубого, зеленого или коричневого цвета, легко различимы на значительном расстоянии, и их окраска недостаточно яркая или вызывающая тревогу, чтобы поддерживать веру в то, что они могут служить для предупреждения рыб или птиц о присутствии опасного жалящего животного. Возможно, однако, что более яркие цветные пятна, которые часто можно заметить на кончиках щупалец и на губах, могут действовать как приманка для привлечения мелкой рыбы и ракообразных.

Некоторые из Scyphozoa флуоресцируют, но примечательным фактом является то, что существует очень мало зарегистрированных наблюдений, касающихся флуоресценции или ее отсутствия у большинства видов. Бледно-голубой свет *Pelagia noctiluca* или *P. phosphora* можно распознать с палубы корабля в открытом океане, и они часто являются самыми яркими и заметными из флуоресцирующих организмов.

Питание сцифоз сильно различается. *Charybdea* и *Periphyrylla* и, вероятно, многие другие, обладающие большими ртами, будут ловить и заглатывать относительно крупную рыбу и ракообразных; но *Chrysaora isosceles*^[342], по-видимому, не пытается поймать ни веслоногих ракообразных, ни мелкую рыбу, но ненасытно охотится на Anthomedusae, Leptomedusae, Siphonophora, Stenophora и пелагических червей. Очень мало известно о питании ризостоматов, но небольшой размер ртов этих форм наводит на мысль, что их пища также должна быть мельчайшего размера. Частая ассоциация мелкой рыбы с более крупными медузами представляет определенный интерес и требует дальнейшего изучения. В Северном море молодые путассу являются постоянными гостями *Cyanea capillata*.^[343] Более сотни молодых ставридок (*Caranx trachurus*) могут быть найдены укрывающимися под зонтиком *Rhizostoma pulmo*. Когда животное плавает по воде, маленькие рыбки кружат у края, но при малейшей тревоге бросаются в подзатыльную полость и в конце концов ищут убежища в подполовых ямках.^[344]

Американскую медузу сопровождают два вида рыб: *Dactylometra lactea*, один - клювовидный, другой - молодь маслянистой рыбы (*Stromateus triacanthus*, Строматеус триакантус)..... Согласно Агассису и Майеру^[345] это не обычный случай мутуализма, поскольку рыба отрывает и пожирает фрагменты щупалец и бахромы Медузы, в то время как Медуза, в свою очередь, время от времени захватывает и пожирает одну из рыб.

Очень многие сцифоз, особенно более крупные виды, имеют репутацию способных ужалить кожу человека, и, как следствие, название Acalephae^[346] ранее использовалось для обозначения отряда. Из британских видов *Aurelia aurita* почти безвредна, как и более редкая *Rhizostoma pulmo*; но нематоцисты на щупальцах *Cyanea*, *Chrysaora* и *Pelagia* могут наносить укусы на более нежные участки кожи, которые очень болезненны в течение нескольких часов, хотя боль, несомненно, сильно преувеличена во многих популярных работах.

Мягкая структура медуз не способствует их сохранению в породах, но отпечатки, оставленные несколькими родами, все из которых, по-видимому, принадлежат к Rhizostomata, были обнаружены в кембрийских, лиасовых и меловых отложениях.

Есть основания полагать, что многие сцифоз демонстрируют значительный диапазон вариаций симметрии наиболее важных органов тела. Однако имеется очень мало информации об изменчивости любых видов, за исключением *Aurelia aurita*, которая была предметом нескольких исследований. Браун^[347] обнаружил, что у местной расы этого вида примерно у 20% наблюдаются отклонения от нормы в количестве статоригабусов и примерно у 2% - в количестве желудочных мешочков.

Сцифоз обычно не считаются представляющими какую-либо коммерческую или иную ценность, но в Китае и Японии два вида Rhizostomata (*Rhopilema esculenta* и *R. verrucosa*) используются в пищу. Желе консервируют со смесью квасцов и соли или между распаренными листьями вида дуба. Для приготовления консервов к столу их замачивают в воде, нарезают небольшими кусочками и ароматизируют. Также утверждается, что эти медузы используются рыбаками в качестве приманки для трески и морского леща.^[348]

По общему строению Scyphozoa занимают промежуточное положение между Hydrozoa и Anthozoa. Очень поразительное сходство формы тела с медузой из семейства Hydrozoa и открытие фиксированной водообразной стадии в истории жизни некоторых видов привели зоологов старшего поколения к выводу, что их следует включить в класс Hydrozoa. Недавно

были привлечены более мелкие детали развития, подтверждающие точку зрения о том, что они являются антозоидами, специально приспособленными к существованию в свободном плавании, но доказательства этого не кажутся нам убедительными.

Они отличаются от Hydrozoa и напоминают Anthozoa тем, что половые клетки созревают в энтодерме и выходят наружу через кишечную полость, а не непосредственно наружу через разрыв эктодермы, как у всех Hydrozoa. С другой стороны, они отличаются от антозоа отсутствием устья и брызгеек.

Мнение о том, что Scyphozoa являются антозоидами, основано на убеждении, что манубрий первых выстлан эктодермой и гомологичен устью последних; и что складки мезоглои между желудочными мешочками гомологичны перегородкам.^[349]

Сцифоз, несмотря на их общее сходство с медузами Hydrozoa, можно легко отличить от них по нескольким важным признакам. Отсутствие чешуи у всех из них (за исключением кубомедуз) является важным и бросающимся в глаза признаком, который дал классу название Acraspeda. Чешую кубомедуз можно, однако, отличить от чешуи Craspedote Medusae (*m.e.* медуз Hydrozoa) по тому факту, что она содержит энтодермальные каналы.

Органы чувств присутствуют у всех Scyphozoa, за исключением некоторых Stauromedusae, и они имеют форму щупалец (tentaculocysts), несущих статолиты на концах, а у многих видов, у основания или между основанием и конечностью, один или несколько глаз. Эти органы отличаются от статорогих водорослей наличием, как правило, полости в осевой энтодерме; но поскольку они, несомненно, являются специально модифицированными краевыми щупальцами, они строго гомологичны в этих двух классах. Почти у всех Scyphozoa эти органы защищены капюшоном или складкой, образованной свободным краем зонтика, и этот признак, хотя и не имеет большого морфологического значения, служит для отличия обычного вида от Craspedote Medusae. Именно из-за этого признака Форбс дал классу название STEGANOPHTHALMATA, или "покрытоглазые медузы".

Другим признаком, имеющим определенное значение, является наличие в кишечной полости всех Scyphozoa скоплений или рядов тонких нитей, называемых "фацеллами". Эти нити покрыты железистым эпителием и обычно снабжены многочисленными нематоцистами. Они имеют значительное сходство с аконтиями некоторых антозоа и, вероятно, выполняют в основном пищеварительную функцию. Эти три признака, в дополнение к очень важному признаку положения и способа выделения половых клеток, о которых уже говорилось, оправдывают отделение Scyphozoa от медуз Hydrozoa в качестве отдельного класса кишечнополостных.

Зонтик Scyphozoa сильно различается по форме. Обычно он уплощенный и дискообразный (Discophora), но может быть почти шаровидным (*Atorella*), коническим (некоторые виды *Periphylla*) или кубическим (Cubomedusae). Она разделена на аборальную и маргинальную области круглой бороздкой в Венце. Край может быть почти цельным, отмеченным только зазубринами там, где расположены статобабы, или глубоко лопастным, как у Coronata и многих Discophora. Краевые щупальца присутствуют у всех, кроме Rhizostomata, и их может быть немного, четыре у *Charybdea*, восемь у *Ulmaris* (рис. 143) или очень много у *Aurelia* и многих других. Щупальца могут быть короткими (*Aurelia*) или очень длинными, как у *Chrysaora равнобедренная*, у которой они простираются на длину двадцати ярдов от диска.

Манубрий сцифоз обычно четырехугольный в сечении, а у тех форм, у которых форма изменена у взрослой медузы, четырехугольную форму можно распознать на более ранних стадиях развития. Четыре угла манубрия важны в описательной анатомии, поскольку плоскости, проведенные через углы к центру манубрия, называются "перрадиальными", в то время как плоскости, разделяющие перрадиальные плоскости пополам и, следовательно, проходящие через среднюю линию плоских сторон манубрия, называются "интеррадиальными".

Свободный конец манубрия у многих Scyphozoa снабжен четырьмя треугольными перрадиальными губами, которые могут быть простыми или становиться раздвоенными или разветвленными, и часто имеют очень сложные зубчатые края, усеянные батареями нематоцист. У *Pelagia* и *Chrysaora* и других родов эти губы свисают с манубриума в виде длинных, похожих на ленты, складчатых полос и, в зависимости от размера экземпляра, могут достигать фута или более в длину или вдвое превышать диаметр диска.

У ризостоматов происходит своеобразная модификация структуры при сращивании свободных краев губ с образованием шва, перфорированного рядом небольших отверстий, так что губы имеют вид длинных цилиндрических стержней или трубочек, прикрепленных к манубрию, и затем часто называемых "ротовыми плечами". Ротовые отростки могут быть дополнительно снабжены щупальцами различного размера и важности. У многих ризостоматов разветвленные или шишковатые отростки выступают с внешней стороны верхней части ротовых отростков. Они называются "эполетами".

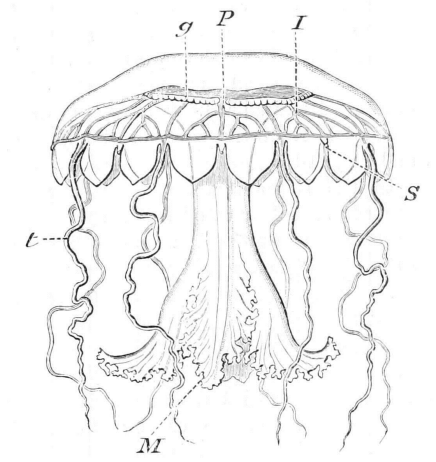


Рис. 143.—*Ulmaris prototypus*. *g*, гонада; *I*, межрадиальный канал; *M*, окаймленная губа манубрия; *P*, перрадиальный канал; *S*, маргинальный орган чувств; *t*, щупальце. × 1. (В честь Геккеля.)

Просвет манубрия ведет в большую полость в диске, которую обычно называют полостью желудка, и она распространяется на четыре или более межрадиальных или перрадиальных желудочных мешка. Количество этих мешочков обычно равно четырем, но в этом, как и в других особенностях их радиальной симметрии, медузы часто демонстрируют дублирование или нерегулярное изменение радиусов.^[350]

Желудочные мешочки могут простираются до края диска, где они объединяются, образуя большой кольцевой синус, или они могут сообщаться на периферии только очень узким проходом (кубомедузами). У дискофоры желудочные мешочки, однако, не простираются более чем наполовину к краю, и они могут быть соединены с краевым кольцевым каналом рядом разветвленных межрадиальных каналов. Между желудочными мешочками при этих

формах разветвленные перрадиальные каналы проходят от полости желудка к краевому кольцевому каналу, и система каналов завершается неразветвленными "адрадиальными" каналами, проходящими между перрадиальными и межрадиальными от боковых сторон желудочных мешочков к кольцевому каналу (рис. 143).

У дискофоры есть четыре неглубоких межрадиальных ямки или мешочка, выстланных эктодермой с нижней стороны стенки зонтика. Поскольку эти ямки соответствуют положению гонад в желудочных мешочках, их часто называют "субгенитальными ямками". У ставромедуз они продолжают через межрадиальные перегородки желудка к аборальной стороне диска и в этих случаях обычно известны под названием "межрадиальные воронки". Функции и гомология этих эктодермических ямок и воронок до сих пор остаются неопределенными.

Сцифоз обычно двудомные, но *Chrysaora* и *Linerges* иногда являются гермафродитами. Самок медузы обычно можно отличить от самцов по более темному или яркому цвету гонад, которые представляют собой ленточные, подковообразные или круглые органы, расположенные на энтодерме межрадиальных желудочных мешочков. Когда они почти созрели, это заметные и ярко окрашенные органы, и почти у всех видов их можно отчетливо разглядеть сквозь прозрачные или полупрозрачные ткани диска. Репродуктивные клетки выводятся в полость желудка и выводятся через рот. Яйца, вероятно, оплодотворяются в воде и могут храниться в специальных мешочках на губах манубриума до завершения сегментации.^[351] Бесполое размножение не происходит на стадии свободного плавания или взрослой особи ни у одного сцифоидного. В некоторых случаях (вероятно, исключительных) разработка носит прямой характер. У *Пелагии*, например, известно, что из оплодотворенной яйцеклетки появляется свободно плавающая Медуза, по всем существенным признакам похожая на родительницу.

Однако у многих видов личинка планулы опускается на дно моря, развивает щупальца и прикрепляется своим аборальным концом к камню или водорослям, образуя сидячую бесполою стадию развития с поверхностным сходством с *гидрой*. Эта стадия называется "Сцифистома", и, несмотря на свои простые внешние признаки, она уже по всем основным анатомическим признакам является сцифозуном.

Сцифистома может оставаться таковой в течение некоторого времени, в течение которого она размножается почкованием, и в некоторых местностях ее можно обнаружить в большом количестве на морских водорослях и камнях.^[352]

Однако со временем у сцифистомы наблюдается кольцообразное сужение тела чуть ниже короны щупалец, и по мере углубления этого процесса в свободной части над сужением развиваются общие черты сцифомедузы. Со временем эта свободная часть отделяется в виде маленькой свободно плавающей медузки, называемой "Эфирой", в то время как прикрепленная часть остается, чтобы повторить процесс. У многих видов за первым сужением следует второе, непосредственно под ним, затем третье, четвертое и так далее, пока сцифистома не трансформируется в длинный ряд узких дисков, каждый из которых по мере роста приобретает признаки эфиры. Такая стадия была сравнена по форме с грудой блюдец и известна как "Стробила".

Эфира отличается от взрослой особи во многих отношениях. Диск тонкий и плоский, манжетка короткая, край зонтика с глубокими бороздками, в то время как ножки

расположены на раздвоенных долях, которые выступают наружу от края. Стабилизация сцифистомы - это процесс размножения путем поперечного деления, и в некоторых случаях это дополняется геммацией, при которой сцифистома дает начало ряду почек, которые отделяются от родительской формы и впоследствии подвергаются процессу стробилизации.

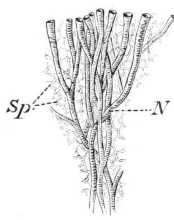


Рис. 144.— Перисаркальные трубки образца *Spongiicola fistularis* (N), разветвляющиеся в скелете губки *Esperella bauriana* (Sp.), как видно на мацерированном образце, × 1. (По Шульце.)

Сцифистома *Навситои* представляет нам наиболее замечательный пример такого способа размножения (рис. 144), поскольку она образует сложную разветвленную колонию в веществе некоторых видов губок. Эктодерма выделяет хитиновую перисарку, подобную таковой на стадии гидросомы у многих Hydrozoa, и, следовательно, *Stephanoscyphus* (*Spongiicola*), как называли эту сцифистому, ранее относили к Gymnoblastera. Примечательно, что, хотя сцифозные признаки *Spongiicola* были доказаны Шульце^[353] в 1877 году, подобная стадия сцифистомы не была обнаружена ни у одного другого рода.

Отряд I. Cubomedusae.

Сцифоиды снабжены четырьмя перрадиальными статорогаблями, каждый из которых несет статолит и один или несколько глаз. Имеется четыре межрадиальных щупальца или группы щупалец. Желудок представляет собой большую полость, содержащую четыре пучка фацелл (рис. 145, *Ph*), расположенных интеррадиально. В стенке зонтика имеются четыре уплощенных перрадиальных желудочных мешка, которые сообщаются с желудком устьями желудка (*Go*). Эти мешочки отделены друг от друга четырьмя межрадиальными перегородками; а длинные листовидные гонады прикреплены одним краем к каждой стороне перегородок. Во многих отношениях кубомедузы кажутся простыми по строению, но заметная дифференциация глаз и появление чешуи (с. 313) позволяют предположить, что отряд представляет собой высокоспециализированное ответвление от примитивного вида.

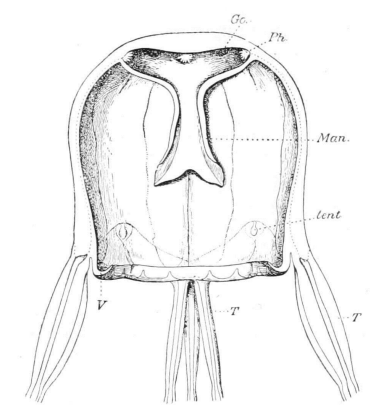


Рис. 145.— Вертикальный разрез в межрадиальной плоскости *Tripedalia cystophora*. *Go*, устья желудка; *Man*, manubrium; *Ph*, группа фацелл; *T*, щупальца в четырех группах по три; *палатка*, перрадиальные органы чувств; *V*, кожа. (Вслед за Конантом.)

Семейство 1. Харибдеиды.—Кубомедузы с четырьмя межрадиальными щупальцами.

Харибда, по-видимому, имеет очень широкое географическое распространение. Некоторые виды обычно обитают на большой глубине и всплывают на поверхность лишь изредка, но другие (*C. хаутасана*) встречаются только на поверхности мелководья у берега. Род легко узнать по четырехгранной призматической форме колокольчика и уплощенному расширению основания щупалец во рту. Колокольчик колеблется в пределах 2-6 см. в длину (или высоту) у *C. marsupialis*, но гигантская форма, *C. grandis*,^[354] недавно была обнаружена у острова Паумоту, которая достигает 23 см. в высоту. Цвет обычно желтый или коричневый, но *C. grandis* белый, а *C. хаутасана* совершенно прозрачный.

"*Харибдея* - сильный и активный пловец, и ее движения в воде выглядят очень красиво; быстрые, энергичные пульсации резко контрастируют с вялыми сокращениями, наблюдаемыми у большинства Scyphomedusae". Похоже, это прожорливый кормилец. "Некоторые из взятых образцов содержали в желудке маленьких рыбешек, настолько непропорционально крупных по сравнению с желудком, что они лежали свернувшись, голова перекрывала хвост".^[355]

Очень мало известно о развитии, но возможно, что *Tamoya punctata*, у которой отсутствуют гонады, фацеллы и каналы в слизистой оболочке, может быть молодой формой вида *Charybdea*.

Семейство 2. Chiropidae.—Кубомедузы с четырьмя межрадиальными группами щупалец.

Это семейство представлено родами *Chiropus* из Атлантики и *Chiropsalmus* из Индийского океана и побережья Северной Каролины.

Семейство 3. Tripedaliidae.—Кубомедузы с четырьмя межрадиальными группами по три щупальца.

Единственный род и вид *Tripedalia cystophora* был обнаружен только на мелководье у берегов Ямайки. Экземпляры этого вида некоторое время содержались Конантом в аквариуме, и от них появилось несколько свободноплавающих планул, которые поселились на стекле и быстро развились в маленьких гидр со ртом и четырьмя щупальцами. Дальнейшее развитие этой сидячей стадии, к сожалению, неизвестно.

Порядок II. Ставромедузы.

Этот отряд включает несколько родов, снабженных аборальным черенком, который обычно заканчивается присоской, с помощью которой животное временно прикрепляется к какому-либо постороннему предмету. Не может быть никаких сомнений в том, что эта сидячая привычка была приобретена недавно, и широкий спектр характерных черт отряда может быть объяснен серией адаптаций к переходу от свободного плавания к сидячему образу жизни.

Трудно в нескольких слов описать признаки отряда, но Stauromedusae отличаются от других Scyphozoa отсутствием или глубокими изменениями в структуре и функциях статорог. Они отсутствуют у *Lucernaria* и Depastridae и очень различны по численности у *Haliclystus*.

Статор *Haliclystus* заканчивается сферическим бугорком, за которым следует большая кольцевидная подушечка или манжетка, несущая ряд железистых клеток, выделяющих липкую жидкость. У основания органа находится рудиментарный глазок. Их количество очень изменчиво, и иногда они имеют ненормальный характер, будучи "увенчанными щупальцами". Не может быть никаких сомнений в том, что основная функция этих органов не сенсорная, а адгезивная, и поэтому они получили названия "коллетоцистофоры" и "краевые якоря", но они, несомненно, гомологичны со статорогаблями других Scyphozoa.

Щупальца короткие и многочисленные, часто располагаются группами на верхушке пальцевых выростов с края зонтика. Они головчатые, за исключением *тессеры*, терминальной припухлости, содержащей батарею нематоцист.

Очень мало известно об истории жизни и развитии ставромедуз.

Семейство 1. Lucernariidae.—Краевые доли пальчатые, несущие головчатые щупальца группами. *Haliclystus auricula* - распространенная форма на берегах Нормандских островов, в Плимуте и других населенных пунктах на побережье Великобритании. Его можно узнать по выступающим статорогаблям, расположенным в углублениях между пальцевидными долями края зонтика. Каждая из краевых долей несет от 15 до 20 головчатых щупалец. Он имеет от 2 до 3 см в длину. Род встречается на мелководье у берегов Европы и Северной Америки, простираясь на юг до Антарктического региона.

Lucernaria отличается от *Haliclystus* отсутствием статорогибов. У него те же привычки, что и у *Haliclystus*, и его часто ассоциируют с ним. *L. campanulata* британец.

Haliclystus по внешним признакам похож на *Haliclystus*, но отличается от него некоторыми важными признаками кишечных полостей. Обитает у берегов Норвегии, Гренландии и атлантической части Северной Америки.

У *Каприи* из Средиземноморья щупальца заменены зубчатой мембраной, содержащей нематоцисты.

Редкий род *Tessera* из Антарктического океана отличается от всех остальных Stauromedusae отсутствием стебля и наличием лишь нескольких относительно длинных щупалец без головки. Если *тессера* действительно взрослая форма, ее следует отнести к отдельному семейству, но, несмотря на наличие гонад, это может оказаться всего лишь стадией свободного плавания в истории рода с нормальным стеблем.

Семейство 2. Depastridae.—Край зонтика снабжен восемью неглубокими лопастями, несущими один или несколько рядов щупалец. Статорогии отсутствуют.

Depastrum cyathiforme встречается на мелководье у Плимута, Порт-Эрина и в других населенных пунктах на побережьях Великобритании и Норвегии. Щупальца расположены в несколько рядов по краю зонтика. У *депастреллы* с канареек есть только один ряд краевых щупалец.

Семейство 3. Stenoscypthidae.^[356]—Ставромедузы с простым неразделенным краем зонтика. Восемь основных щупалец превращены в адгезивные якоря. Вторичные щупальца расположены в восьми адрадимальных группах. *Стеносцифус инабаи*, 25 см., Япония.

Приказ III. Coronata.^[357]

Внешняя поверхность зонтика разделена на две области, аборальную и краевую, хорошо выраженной круглой бороздкой (венечная бороздка). Аборальная область обычно гладкая и неразделенная, но она имеет форму удлиненного купола, наперстка или конуса, что резко контрастирует со сплюснутым зонтиком дискофоры. Край зонтика разделен на ряд треугольных или закругленных лепестков, которые продолжают до венечной бороздки в виде отдельных участков, ограниченных неглубокими бороздками на поверхности зонтика. Щупальца возникают из углублений между краевыми областями и снабжены расширенными основаниями, называемыми педалиями. Подбородок может быть коротким или умеренно длинным, но у него никогда не бывает длинных губ.

Семейство 1. Peripheryllidae.^[358]—Корончатые с четырьмя или шестью статорогаблями.

У *Перикольны* (Кергелен) всего четыре щупальца и четыре статорогабля. У *Peripherylla*, замечательного глубоководного вида, обитающего на глубине от 700 до 2000 морских саженей во всех морях, но иногда встречающегося на поверхности, есть двенадцать щупалец и четыре статорогабля. Глубоководные особи имеют характерный темно-красно-коричневый или фиолетово-коричневый цвет. Обычно это маленькие медузы, но зонтик *P. regina* превышает 21 см в диаметре. У *атореллы* шесть щупалец и шесть конечностей.

Семейство 2. Ephyropsidae.—Короната с восемью или более чем восемью статихабрами.

Nausithoe punctata - маленькая прозрачная медуза, не превышающая 10 мм. в диаметре, распространена по всему миру. Стадия сцифистомы описана на стр. 317. *N. rubra*, вид красноватого цвета, обитающий на значительной глубине в Южной Атлантике и Индийском океанах, вероятно, представляет собой ужасную форму. *Palephyra* отличается от *Nausithoe* удлиненными, а не округлыми гонадами. *Linantha* и *Linuche* отличаются от других наличием разделенных краевых долей.

Семейство 3. Атоллиды.—*Атолла* - глубоководная медуза с очень широким географическим распространением. Он характеризуется увеличением краевых придатков, но их количество очень неравномерно. Количество краевых долей может быть вдвое или вчетверо больше обычного или неопределенное количество. Статихабров может быть от шестнадцати до тридцати двух, а количество щупалец довольно неравномерно. Некоторые виды достигают значительных размеров: диаметр зонтика у *A. gigantea* составляет 150 мм, у *A. valdiviae* иногда 130 мм, а у *A. bairdi* 110 мм.

Порядок IV. Дискофоры.

В этот отряд входит не только значительно большее число видов Scyphozoa, но и те, которые имеют наибольший размер, а также все те, которые знакомы посетителю побережья и моряку под общим термином "медузы".

Их можно отличить от других сцифоз по нескольким хорошо выраженным признакам. Зонтик уплощенный, дисковидной формы или слегка куполообразный, но не разделенный венечной бороздкой. Перрадиальные углы рта переходят в длинные губы, которые могут оставаться свободными (*Semaeostomata*) или сливаться, образуя сложный хоботок (*Rhizostomata*).

Подотряд I. *Semaeostomata*.

У этого подотряда рот представляет собой большое отверстие, ведущее в полость манубрия, и защищен четырьмя длинными рифлеными и часто бугорчатыми губами. Край зонтика снабжен длинными щупальцами.

Семейство 1. *Pelagiidae*.—*Semaeostomata* с широкими желудочными мешочками, которые не объединены краевым кольцевым синусом. *Pelagia*, которая образует тип этого семейства, имеет восемь длинных краевых щупалец. Она развивается непосредственно из яйцеклетки, стадия фиксированной сцифистомы устраняется.^[359] Вероятно, именно вследствие этой особенности ее развития и независимости от берега для фиксации *Пелагия* стала обычным и широко распространенным обитателем открытого моря. В Атлантическом и Индийском океанах *P. phosphora* встречается стаями или длинными узкими линиями длиной во много миль. Он примечателен своей способностью излучать фосфоресцирующий свет. В Атлантике он простирается от 50 ° северной широты до 40 ° Южной широты, но встречается редко или отсутствует в более холодных регионах. *P. perla* изредка встречается на западном побережье Ирландии. *Chrysaora* отличается от *Pelagia* большим количеством щупалец. Всего насчитывается 24 щупальца и 8 статорогаблей, разделенных 32 долями по краю зонтика. *C. isosceles* иногда встречается у берегов Великобритании. Он проходит через типичную стадию сцифистомы в развитии. *Dactylometra*, очень распространенная медуза атлантических берегов Америки, отличается от *Chrysaora* наличием шестнадцати дополнительных, но маленьких щупалец, расположенных попарно по бокам статорогих конечностей.

Семейство 2. *Cyanaeidae*.—*Semaeostomata* с восемью радиальными и восемью адрадальными мешочками, от которых отходят разветвляющиеся каналы к краю зонтика; но эти каналы не объединены кольцевым каналом. Щупальца расположены пучками по краю глубоко лопастного зонтика.

Желтая *cyanaea capillata* и синяя *C. lamarcki* обычно встречаются на британских побережьях.

Семейство 3. *Ulmaridae*. Желудочные мешочки относительно небольшие и сообщаются с краевым кольцевым каналом посредством разветвленных перрадиальных и межрадиальных каналов и неразветвленных адрадальных каналов.

У *Ulmaris prototypus* (рис. 143, с. 315) всего восемь длинных адрадальных щупалец, а губы манубрия относительно короткие. Обитает в Южной Атлантике.

Aurelia - хорошо известный и космополитичный род, который можно узнать по восьми неглубоким долям края зонтика, окруженным бахромой из многочисленных маленьких щупалец.

Подотряд II. Ризостоматы.

В этом подотряде губы сильно увеличены в размерах и срослись по краям таким образом, что рот животного сводится к ряду маленьких отверстий, расположенных вдоль линий швов. Щупальца отсутствуют по краю зонтика. Этот подотряд содержит одни из крупнейших известных медуз и демонстрирует значительный диапазон строения. Семьи распределены Маасом^[360] на три группы.

Группа I. ARCADOMYARIA.— Мускулатура диска, расположенная в виде перьеобразных аркад. Ротовые дужки перистые.

Семья. Кассиопеи.—На руках нет погон. Присутствуют губные щупальца. *Кассиопея* распространена в Индо-Тихоокеанских морях и простирается до Красного моря. Он включает в себя великое множество видов, различающихся по размеру от 4 до примерно 12 см. в диаметре.

Группа II. РАДИОМЯРИИ.— Мускулатура, расположенная в радиальных путях. Бифидобактерии ротовой полости.

Семейство. Цефеиды.—Роды, включенные в это семейство, отличаются от Cassiopeidae по признакам группы. *Цефея* встречается в Индо-Тихом океане и Красном море. *Семядоли* распространены в Средиземном море и простираются до Атлантического океана.

Группа III. CYCLOMYARIA.—Группа содержит большую часть Rhizostomata. Мускулатура расположена кольцевыми полосами вокруг диска. Ротовые дужки в основном тройчатые, но в некоторых случаях становятся очень сложными. Основными семействами являются: —

Семейство. Rhizostomatidae.—С хорошо заметными погонами и шестнадцатью радиальными каналами, идущими к краю зонтика.

Rhizostoma pulmo (= осьминог пилема), широко распространенный вид, часто встречается плавающим на поверхности у западных берегов Шотландии и Ирландии, а осенью его иногда заносит вверх по Ла-Маншу в Немецкий океан. Зонт имеет около двух футов в диаметре, а общая длина зонта и дужек составляет четыре фута. Цвет зонтика значительно различается, но образец, полученный у берегов Валенсии в 1895 году, был описан следующим образом: "Цвет зонтика был бледно-зеленым с глубоким красноватым краем. Руки ярко-синие".^[361]

В семейство входят *стомолофусы* Тихоокеанского и атлантического побережий Америки, у которых ротовые отростки объединены у основания, и *ропилема*, съедобная медуза Японии и Китая.

Семейство. Лихноризиды.—Здесь всего восемь радиальных каналов, доходящих до края зонтика, и восемь заканчивающихся кольцевым каналом. Погон нет, а ротовые щупальца часто очень длинные. В семейство входят *лихнорхиза* с побережья Бразилии, *Крамбьоне* с Малайского архипелага и *Крамбесса* с атлантических берегов Франции и Испании, а также из Бразилии и Австралии. Последний по названию род был обнаружен в солоноватой воде в устье Луары.

В семействах **Leptobrachiidae** и **Catostylidae** имеется восемь радиальных каналов, доходящих до края зонтика, а между ними сеть каналов со множеством отверстий в кольцевой канал. У некоторых из Leptobrachiidae сеть промежуточных каналов имеет только восемь отверстий в кольцевой канал, как у Lychnorhizidae.

ГЛАВА XIII

КИШЕЧНОПОЛОСТНЫЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): АНТОЗОА = АКТИНОЗОА—ОБЩИЕ ПРИЗНАКИ—ALCYONARIA

КЛАСС III. АНТОЗОА = АСТИНОЗОА

Среди знакомых объектов, включенных в этот класс, - морские анемоны, каменистые кораллы (мадрепоры), Гибкие кораллы, Драгоценные кораллы и Морские ручки. За исключением нескольких видов морских анемонов, антозои обычно не встречаются на берегах Британского моря; но в тех частях тропического мира, где встречаются коралловые рифы, берег во время отлива покрывается различными формами этого класса, а песок и пляжи почти полностью состоят из их разрушенных скелетов.

Большинство антозоа имеют колониальный образ жизни, большое количество особей, или зооидов, как их еще называют, органически связаны друг с другом сетью питательных каналов и образуют общую студенистую или каменистую матрицу для своей защиты и поддержки. В то время как особи обычно маленькие или мельчайшие, колониальные массы, которые они образуют, часто большие. Одиночные колонии каменистых кораллов образуют каменные блоки, которые иногда достигают пяти футов в диаметре и высоты двух-трех футов от земли. Из-за древесной или кустарниковой формы, принятой многими колониями, они ранее были включены в класс Zoophyta, или животные-растения.

Но независимо от того, велики ли отдельные полипы или малы, образуют ли они колонии во взрослом состоянии или остаются независимыми, они проявляют определенные общие признаки, которые отличают их не только от других кишечнополостных, но и от всех других животных. Когда отдельного зооида исследуют в живом и полностью развернутом состоянии, видно, что он обладает цилиндрическим телом, прикрепленным одним концом (аборальным концом) к общему колониальному матриксу или к какому-либо инородному предмету. На противоположном, или свободном, конце он снабжен ртом, окруженным венцом из щупалец. Однако в этом отношении они в общих чертах напоминают некоторых из Hydrozoa. Только изучив внутреннюю анатомию, мы находим признаки, которые являются абсолютно диагностическими для данной группы.

У Hydrozoa рот ведет непосредственно в кишечнополостную полость; у Anthozoa, однако, рот ведет в короткую трубку или горло, называемое "стомодеем", которое открывается в кишечную полость. Более того, эта трубка соединена со стенкой тела и поддерживается рядом мясистых вертикальных полос, называемых брыжейками (рис. 146). Брыжейки не только поддерживают устье, но и простираются на некоторое расстояние ниже него. Там, где брыжейки свободны от устья, их края утолщены, образуя важные органы пищеварения, известные как брыжеечные нити (*mf*). Антозоа отличаются от всех остальных кишечнополостных наличием устья, брыжеек и брыжеечных нитей. Есть один признак, который антозоа разделяют со сцифоа, и который заключается в том, что гонады, или половые клетки (*G*), происходят из энтодермы. Они выводятся сначала в кишечнополостную полость, а затем через рот наружу. У антозоа гонады расположены на брыжейках.

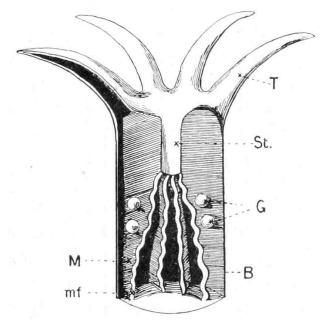


Рис. 146.- Схема вертикального разреза антозойного зооида. **B**, стенка тела; **G**, гонады; **M**, брыжейка; **mf**, брыжеечная нить; **St**, устье; **T**, щупальце.

Почти все антозои ведут малоподвижный образ жизни. Они начинают жизнь как реснитчатые свободно плавающие личинки, а затем, через несколько часов или дней, прикрепляются к какому-нибудь камню или ракушке на дне и немедленно (если они колониальные) начинают процесс почкования, который дает начало колониям взрослой стадии. Однако многие морские анемоны преодолевают значительные расстояния, скользя по камням или водорослям, другие обычно зарываются в песок (*Edwardsia*, *Cerianthus*), а одно семейство (*Minyadidae*) поддерживается газовым пузырем и плавает на поверхности моря. Морские загоны тоже, хотя обычно частично зарыты в песок или ил, способны менять свое положение за счет попеременного растяжения и сжатия стебля.^[362] Антозои исключительно морские. За исключением нескольких морских анемонов, которые встречаются в солоноватой или почти пресной воде в устьях рек, они встречаются только в соленой морской воде. Присутствие значительной примеси пресной воды, такой, какую мы находим в устьях рек, по-видимому, очень существенно влияет на развитие и рост всех рифообразующих кораллов, как будет снова отмечено в главе о коралловых рифах. Несколько родов опускаются на самые большие глубины океана, но родиной антозоа являются преимущественно мелководные моря, и они обычно встречаются в большом количестве на глубинах 0-40 морских саженей от берегов Арктики и Антарктики до экваториального пояса.

Единственными антозоа, имеющими какое-либо коммерческое значение, являются Драгоценные кораллы, принадлежащие к семейству альционариевых *Coralliidae*. Твердая розовая основа этих кораллов с незапамятных времен широко использовалась при изготовлении ювелирных изделий. До недавнего времени единственный значительный и систематический промысел Драгоценных кораллов велся в Средиземном море, и это практически обеспечивало рынки всего мира. Однако в более позднее время в Японии была

развита важная отрасль добычи кораллов. В 1901 году стоимость кораллов, добытых на побережьях Японии, составляла более 50 000 фунтов стерлингов, большая часть которых была экспортирована в Италию, меньшая часть - в Китай, а часть оставлена только для внутреннего потребления. История кораллового промысла в Японии представляет значительный интерес. В древние времена кораллы время от времени добывались у побережья Цукинада. Но во времена даймё сбор и продажа кораллов были запрещены, как говорят, из опасения, что даймё Тоса может быть вынужден подарить такое драгоценное сокровище сегуну. Однако после реформы Мэйдзи (1868 г.) промышленность возродилась, были открыты новые площадки, применялись усовершенствованные методы и развивалась крупная экспортная торговля.

Однако в японском искусстве есть свидетельства другого промысла кораллов в древние времена, история которого утеряна. Коралл был завезен в Японию по меньшей мере двести лет назад и в основном использовался при изготовлении тех изысканных изделий ручной работы, которыми эта страна так по праву славится. Однако на многих резных "нэцкэ" и других украшениях коралловые ветви представлены как добыча темнокожих кудрявых рыбаков "куромбо", и никогда японских рыбаков. Коралл, использованный в этом произведении искусства, с трудом можно отличить от средиземноморского коралла, и есть некоторые основания полагать, что Япония импортировала кораллы с дальнего Запада в очень ранние времена. Но это не относится к "куромбо". Единственными обитающими на побережье людьми того типа, который так четко изображен на этих орнаментах, в районе Тихого океана в настоящее время являются меланезийцы и папуасы, и возникает предположение, что когда-то в Южной части Тихого океана существовал коралловый промысел, который с тех пор был утрачен.^[363]

Класс ANTHOZOA подразделяется на два подкласса:—I. ALCYONARIA; II. ZOANTARIA.

У Alcyonaria полностью развитые зооиды всегда имеют восемь щупалец и восемь брыжеек. У зоантарий количество щупалец и количество брыжеек у полностью развитых зооидов может составлять шесть, двенадцать, двадцать четыре или неопределенное число, но известно, что особи с восемью брыжейками и только восемью щупальцами не встречаются.

Подкласс I. Alcyonaria.

Этот подкласс включает большое количество родов, обитающих на мелководье, и несколько родов, которые распространяются на большие глубины. За несколькими сомнительными исключениями (Protoalcyonacea) все они образуют колонии, состоящие из большого количества зооидов. Эти зооиды могут быть соединены между собой базальными пластинками или сетью базальных тяжей (столонами), или столонами с дополнительными соединительными стержнями (*Clavularia viridis*, *Syringopora*) или пластинками (*Tubipora*). У большинства родов отдельные зооиды на большей части своей длины, от основания вверх, объединены вместе, образуя непрерывную губчатую колониальную массу, которая определяет форму колонии в целом.

В этой последней по названию группе родов можно выделить свободные дистальные части зооидов, несущие рты и щупальца ("антокодии"), из общей колониальной массы,

продырявленной кишечнopolостными полостями отдельных зооидов. Полости кишечника разделены значительным количеством вещества, называемого "мезогля", обычно студенистого по консистенции, но химически более близкого к муцину, чем к желатину, по которому проходят энтодермальные каналы, палочки клеток энтодермы и ряд свободных амебоидных клеток. Более того, в этом веществе почти во всех случаях обнаруживаются многочисленные спикулы карбоната извести, образованные "склеробластами" (спикулообразующими клетками), которые отделились от поверхностной эктодермы общей колониальной массы. Эта обычная колониальная мезогля с ее спикулами, клетками энтодермы и поверхностным покрытием эктодермы называется "цененхимой". Форма, принимаемая колониями, очень разнообразна. У некоторых видов *Clavularia* они образуют покрывающие пластинки, повторяющие неровности скалы или камней, на которых они растут, у *Alcyonium* они образуют лопастные образования неправильной формы, у *Sarcophytum* они обычно имеют форму гриба, у *Juncella* они представляют собой длинные хлыстообразные стержни, у большинства горгонацей они разветвляются во всех направлениях, как кустарники, или в одной плоскости, образуя веерообразные наросты, а у многих Пеннатуловых они принимают ту изящную форму перьев, которая и дала название отряду.

Консистенция и текстура колоний также значительно различаются. В некоторых случаях, когда спикул мало или они очень маленькие, вещество колонии мягкое на ощупь и часто слизистое на поверхности, в других случаях большое количество спикул делает колонию твердой, но хрупкой, в то время как у некоторых родов (*Sclerophytum*, *Heliopora*) колония настолько твердая, что ее с трудом можно сломать рукой. У некоторых родов (*Spongodes* и *Muriceidae*) выступающие спикулы делают поверхность шероховатой или колючей, а у *Primnoidae* зооиды и поверхность общей цененхимы защищены рядом перекрывающихся чешуек или пластинок.

У всех альционарий нематоцисты очень мелкие, и хотя они, несомненно, могут парализовать мельчайшие организмы, они не в состоянии проникнуть через кожу человека. Ни один из *Alcyonaria* не был описан как стрекательный коралл, за исключением пеннатулида *Virgularia rumphii*.

Зооиды.—Полностью сформированные зооиды *Alcyonaria* демонстрируют поразительную однородность структуры. У них восемь межбрыжеечных щупалец, содержащих полость, непрерывную кишечнopolостную. Каждое из этих щупалец имеет по крайней мере два ряда простых перистых отростков, и поэтому их называют "перистыми" щупальцами. У некоторых видов *Xenia* щупальца могут иметь три или четыре ряда шипиков, которые придают им гораздо более перистый вид, чем это обычно бывает. У подавляющего большинства видов обнаружен один ряд от восьми до четырнадцати перистиков, расположенных сбоку от каждой стороны щупальца. Рот обычно маленький, щелевидный, с небольшим округлым зевом на брюшной оконечности. Стомодей обычно очень короткий, но у *Xenia* и у автозооидов некоторых пеннатулид он относительно намного длиннее. Неизвестно, насколько устья важны для переваривания пищи. У *Xenia*^[364] это, вероятно, имеет некоторое значение, о чем свидетельствует его необычная длина и многочисленные крупные бокаловидные клетки (клетки слизи), которые он демонстрирует, связанные с тем фактом, что брыжеечные нити относительно очень маленькие. У *Alcyonium* и других альционарий клетки желез также встречаются в устье, и вполне вероятно, что они выделяют жидкость, способную в некоторой степени переваривать пищу по мере ее

прохождения. Однако наиболее важная часть пищеварения выполняется шестью "вентральными" брыжеечными волокнами.

Внимание уже привлекалось к тому факту (стр. 330), что можно распознать две области зооидов колониальной *Alcyonaria*. На ротовом конце имеется область, которая в полностью раскрытом состоянии состоит из короны из восьми щупалец, окружающих рот, и стенки тела, свободной от непосредственных соседей. Этот регион называется "антокодия". Антокодия непрерывна с регионом, который является частью общей колониальной массы. Некоторые роды, по-видимому, обладают очень малой способностью сокращать щупальца или втягивать антокодии. Зооиды *Stereosoma*, *Xenia*, *Umbellula* и некоторых других родов могут быть описаны как нерассасывающиеся. Однако во многих случаях щупальца могут быть значительно сокращены, загнуты ко рту и отведены в укрытие нижележащей стенки тела. В таком состоянии поверхность колонии демонстрирует ряд трубчатых, конических или выпуклых выступов, называемых "бородавками", и говорят, что колония частично втягивается. Однако у многих родов все антокодии могут быть удалены под общую поверхность цененхимы целиком, так что положение зооидов в колонии обозначается только звездообразными отверстиями или простыми щелями в виде замочных скважин в поверхностной цененхиме. Говорят, что такие колонии полностью втягиваются (рис. 147).

Часто бывает очень трудно определить, является ли конкретный вид полностью втягивающимся или нет, если только не могут быть проведены наблюдения за живой колонией; и есть много случаев путаницы в работе систематиков из-за того, что вид описывается как частично втягивающийся в одном случае и полностью втягивающийся в другом. Полное втягивание антокодий может происходить очень медленно и только после непрерывного раздражения. Если колония погибает слишком быстро, антокодии остаются в состоянии частичного втягивания. Пример этого можно найти в обычном британском *Alcyonium digitatum*. Экземпляры этого вида, которые помещают в ведро с морской водой и оставляют покачиваться на небольшой лодке в бурном море, подвергаются полному втягиванию; но если тем же экземплярам дать разрастись в аквариуме, а затем погрузить в спирт или дать высохнуть на солнце, они погибнут в состоянии частичного втягивания.

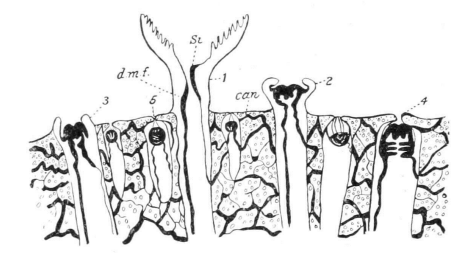


Рис. 147.— Схема вертикального сечения части лепестка альциония, показывающая способ втягивания антокодий. 1, Антокодии зооида полностью расширились; 2, на первой стадии ретракции; 3, на второй стадии; 4, на третьей стадии, оставляя неглубокий выступ или "бородавку" на поверхности; 5, заключительная стадия, бородавка уплощена, а цененхима закрыта. *cap*, система каналов; *d.m.f*, дорсальная брыжеечная нить зооида; *si*, сифонोगлиф.

Явление диморфизма встречается у некоторых альционарий. Определенное количество зооидов колонии задерживается в своем развитии и известно как "сифонозооиды". Их можно отличить от полностью сформированных зооидов, которые в этих случаях называются "аутозооидами", по отсутствию щупалец, по отсутствию шести вентральных и латеральных брыжеечных нитей и по неполному развитию мышц на брыжейках и самих

брыжеек. Более того, они часто отличаются большим развитием и протяженностью реснитчатой бороздки или сифоноглифа на вентральной стороне устья.

Часто бывает трудно отличить настоящих сифонозооидов от молодых аутозооидов, и, следовательно, некоторым родам приписывают диморфизм, у которых он почти наверняка не встречается. Простой диморфизм, несомненно, встречается у родов *Heteroxenia*, *Sarcophytum*, *Anthomastus*, *Lobophytum*, *Acrophytum* и *Paragorgia*. Также сообщалось, что он встречается у кораллиум (Мозли и Кишинев), *мелитодес* (Ридли) и некоторых видов *Dasygorgiidae*.

Пеннатулацеи триморфны. Основной стержень этих колоний представляет собой сильно модифицированный первообразованный, или осевой зооид, приспособленный для поддержки всех других зооидов. У него обычно нет рта, нет щупалец и только четыре из первоначальных восьми брыжеек. У него нет брыжеечных нитей и устьичной оболочки, а также нет половых клеток. Другие зооиды колонии сходны по строению с аутозооидами и сифонозооидами диморфной *Alcyonaria*.

У всех алционариевых зооидов есть восемь **брыжеечных нитей**. Они имеют вид утолщений свободных краев брыжеек. Два из них, называемые "дорсальными" брыжеечными нитями, прямые, когда антокодий расширен, и простираются от края устья на большое расстояние вниз, в кишечник зооида; остальные шесть, называемые "вентральными" брыжеечными нитями (*т.е.* вентральные, вентролатеральные и дорсо-латеральные), обычно короткие и почти всегда слегка извитые. Спинные нити состоят из столбчатых клеток, снабженных длинными ресничками, и обычно не имеют железистых клеток, на других может быть несколько ресничек, но в основном они состоят из не-реснитчатых железистых клеток. Когда комок пищи проходит через устье, он захватывается этими вентральными нитями и быстро распадается под действием секрета его клеток. Функция дорсальных брыжеечных нитей в основном дыхательная. В течение жизни их реснички производят ток, который течет к устью. На вентральной стороне самого устья имеется углубление, называемое "сифоноглиф", состоящее из специализированного эпителия, несущего длинные мощные реснички. Но ток, создаваемый сифоноглифом, течет изо рта вниз в кишечнополостную полость и, таким образом, имеет направление, противоположное направлению, создаваемому дорсальными брыжеечными нитями. Весьма вероятно, что эти два течения на противоположных сторонах зооидов поддерживают циркуляцию воды в глубоко расположенных частях колонии, которая необходима для дыхания тканей.

На каждой из восьми брыжеек имеется продольный гребень из-за наличия полосы мышц-ретракторов. Расположение этих мышц только на вентральных поверхностях брыжеек является одной из характерных черт подкласса (рис. 148 и стр. [329](#)). Они значительно различаются по толщине и протяженности в зависимости от способности зооидов к втягиванию, но они никогда не меняются по своему положению на брыжейках.

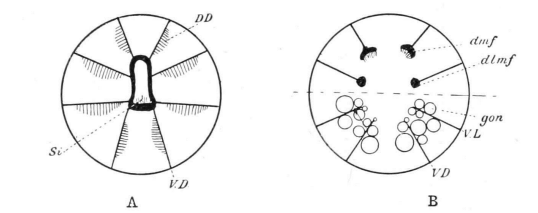


Рис. 148.—Схематические поперечные сечения Альционария. **А**, через устье; **В**, ниже уровня устья. *DD*, дорсальное направление; *dlmf*, дорсо-латеральная брыжеечная нить; *dmf*, дорсальная брыжеечная нить; *gon*, гонада; *Si*, сифоноглиф; *V.D*, вентральная брыжейка; *V.L*, вентролатеральная брыжейка. Верхняя половина раздела в **В** расположена на более высоком уровне, чем нижняя половина.

The **Скелет** *Alcyonaria* может состоять из спикул карбоната кальция, из рогового вещества, часто пропитанного карбонатом кальция и связанного со спикулами того же вещества, или только у *Heliopora*, среди современных форм, из сплошного кристаллического коралла карбоната кальция.

Спикулы составляют одну из наиболее характерных черт альционарии. Они не обнаружены у *Cornularia*, *Stereosoma*, у недавно открытого рода *Gorgoniidae* (*Malacogorgia*), у некоторых *Pennatulacea* и у *Heliopora*; и вполне вероятно, что они могут отсутствовать у некоторых местных разновидностей определенных видов *Clavularia*.

Спикулы альционарии состоят из органического матрикса, поддерживающего некоторое количество кристаллического карбоната кальция. В некоторых случаях (*Ксения*) количество неорганической соли настолько мало, что спикулы сохраняют свою форму после длительного погружения в кислоту; но, вообще говоря, относительное количество карбоната кальция настолько велико, что только путем тщательной декальцинации спикул в слабой уксусной кислоте можно продемонстрировать нежную волокнистую органическую матрицу.

Размер спикул варьируется от мельчайших гранул до длинных веретен 9 мм. по длине (*Spongodes*, sp.). Они обладают таким разнообразием формы, что необходимо попытаться объединить их в группы. Возможно, наиболее распространенным типом является то, что называется веретенком. Это спикула в форме стержня с более или менее заостренными концами. Они обычно украшены короткими простыми или сложными бородавкообразными бугорками (рис. 149, 5). Спикулы, принадлежащие к этому типу, встречаются во всех основных подразделениях группы, за исключением *Pennatulacea*.

У пеннатуловых очень характерной формой спикулы является длинный стержень или игла, отмеченная двумя или тремя слегка закрученными гребнями, часто с небольшими бугорками или припухлостями на концах. В той же группе, у *Xenia* и *Heteroxenia* среди *Alcyonacea*, а также в семействе *Chrysogorgiidae* спикулы имеют форму мельчайших дисков или сфер, а у некоторых родов диски могут быть объединены в пары (близнецы) или тройки (тройняшки) короткими соединительными стержнями (рис. 149, 10). Более неправильные известковые тельца мельчайшего размера обнаружены у некоторых родов *Pennatulacea*.

Другими характерными спикулами являются бородавчатые выступы у *Juncella*, похожие на факел спикулы у *Eunicella* (рис. 149, 3), выступы с неправильными листовидными выростами на одном конце ("Blattkeulen") у *Eunicea* и плоские, но очень неправильные чешуйки у *Primnoidae*. Есть также много родов, у которых спикулы довольно неправильной формы (рис. 149, 8).

В большем числе случаев спикулы свободно располагаются в мезоглее и легко отделяются, когда мягкие ткани колонии разлагаются или растворяются в растворе калия. В нескольких заслуживающих внимания примерах спикулы по мере роста плотно прижимаются друг к другу, образуя компактный скелет, который впоследствии не может быть распадён на

составляющие его элементы. У драгоценных кораллов (Coralliidae) спикулы осевой области срастаются, образуя твердую известковую массу, почти такую же твердую и компактную, как вещество жемчужины.

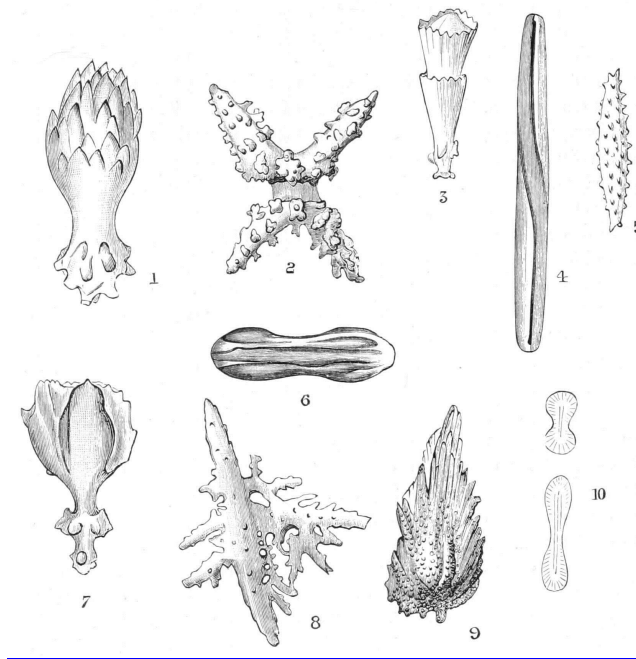


Рис. 149.—Спикулы Alcyonaria. 1, Булавка *Juncella*; 2, бородавчатый крестик у *Plexaurella*; 3, факел у *Eunicella*; 4, игла у *Renilla*; 5, бородавчатое веретено у *Gorgonella*; 6, спикула у *Pennatulula*; 7, листовидная булавка у *Eunicea*; 8, неправильная спикула у *Paramuricea*; 9 - чешуя *Primnoa*; 10 - спикулы трихогории. (5 и 10 оригинальные, остальные после Келликера.)

У *Paragorgia* и некоторых других близкородственных родов спикулы оси колонии также плотно прижимаются друг к другу, но образовавшаяся таким образом сердцевина гораздо более пористая и хрупкая, чем у *Coralliidae*. У *Tubipora* (коралл-орган-труба) и у *Telesto rubra* спикулы стенок тела зооидов срastaются, образуя перфорированные известковые трубки. У некоторых видов *Sclerophytum* крупные спикулы цененхимы уплотняются настолько, что образуют плотные каменистые массы, почти такие же твердые, как перфорированный мадрепорарный коралл. Роговое вещество, химически родственное кератину, играет важную роль в построении скелетных структур у многих альционарий. У *Clavularia viridis* и у *Stereosoma* изменение химического характера мезоглеи стенок тела полипов приводит к образованию роговой трубки, которая в первом случае состоит из переплетающихся волокон, а во втором формируется в виде гомогенной оболочки. У многих альционацев, имеющих компактный осевой скелет, спикулы скреплены роговым матриксом.

У *Gorgonellidae* и некоторых других твердая ось образована из рогового вещества, пропитанного кристаллической формой карбоната кальция; но у *Gorgoniidae*, многих видов *Pennatulacea* и некоторых других родов карбонат извести содержится в роговой оси очень мало или вообще отсутствует.

Скелет рода *Heliopora* отличается от скелета всех других Alcyonaria своим развитием, строением и формой. По словам доктора Г. К. Борна,^[365] "известковый скелет *Heliopora* образуется не из спикул, развитых внутри клеток, а представляет собой кристаллическую структуру, образованную в результате кристаллизации карбоната извести, вероятно, в форме арагонита, в органическом матриксе, образованном в результате распада клеток, которые я описал как каликобласти". Кроме того, он отличается своим синим цветом. Своеобразная форма осевого скелета (рис. 155), состоящая из чередующихся узлов, в основном состоящих из кератина, и междоузлий, в основном состоящих из карбоната

кальция, наблюдается у семейств Isidae и Melitodidae. У Melitodidae узлы содержат значительное количество рыхлых спикул, а междоузлия в основном состоят из спикул, находящихся в тесном контакте, но прочно скрепленных между собой разреженным роговым матриксом. У Isidae скудное известковое вещество узлов и основная масса вещества междоузлий образованы из аморфного кристаллического известняка.

Альционарии отличаются большим разнообразием **окраски**. В настоящее время очень мало известно о химическом составе различных пигментов, входящих в эту группу, но их удобно разделить на две части: растворимые пигменты и нерастворимые пигменты. К первому разделу относятся различные зеленые и коричневые пигменты, встречающиеся в антокодиях и поверхностных ценоценозах многих родов. Они связаны с хлорофиллом и могут быть в значительной степени продуктом не самих альционариев, а симбиотических "Водорослей" (ср. стр. [261](#)), которые они несут. Рассеянный лососево-розовый цвет, растворимый в спирте, встречается у живого *Primnoa lepadifera* из норвежских фьордов, и аналогичный, но более бледно-розовый цвет встречается у некоторых разновидностей обычного *Alcyonium digitatum*. Гилкрист^[366] утверждает, что когда он консервировал образцы *Alcyonium purpureum* из Кейп-уотерса, улетучилось значительное количество растворимого фиолетового пигмента.

Но преобладающий цвет альционарий обычно обусловлен нерастворимыми пигментами известковых спикул. Они могут быть разных оттенков фиолетового, красного, оранжевого и желтого. Цвета могут быть постоянными для вида или рода, или они могут различаться у разных особей одного вида, или даже в разных частях одной колонии. Так, скелеты *Tubipora musica* из всех частей света имеют красную окраску, у видов рода *Anthomastus* спикулы всегда красные. С другой стороны, мы находим у *Melitodes dichotoma* красные и желтые разновидности в одной и той же местности, а у *M. chamaeleon* некоторые ветви колонии красные, а другие желтые. У *Chironephthya variabilis* окраска спикул у любого отдельного экземпляра значительно различается, но в коллекции из нескольких экземпляров из одной местности можно наблюдать калейдоскопическую игру цветов, при этом нет двух образцов, абсолютно одинаковых по расположению своего цветового рисунка. Факторы, определяющие окраску спикул, в настоящее время совершенно неизвестны, и ввиду большой изменчивости, которая имеет место в этом отношении, цвет следует рассматривать как наиболее ненадежный ориентир для определения вида. Синий цвет рода *Heliopora* обусловлен особым пигментом, который показывает характерные полосы в спектре.^[367]

Фосфоресценция.—Известно, что очень многие альционарии фосфоресцируют. Мозли говорит, что "Все альционарии, извлеченные "Челленджером" на большой глубине, были обнаружены ярко фосфоресцирующими, когда их подняли на поверхность". Фосфоресценция обыкновенной британской *Pennatulula phosphorea* привлекла больше внимания, чем у любого другого вида, и была хорошо описана Панчери, Форбсом и другими. Форбс^[368] говорит: "Ручка фосфоресцирует только при раздражении прикосновением; фосфоресценция появляется в месте прикосновения и распространяется оттуда волнообразной волной к концу шейки матки, но никогда в противоположном направлении; фосфоресценцию проявляют только части в точке раздражения и выше нее, свет излучается в течение более длительного времени из точки раздражения, чем из других светящихся частей; отдельные участки могут проявлять фосфоресценцию. Погруженный в пресную воду, *Пеннатула* рассыпает искры во все стороны — прекраснейшее зрелище".

Панчери придерживался мнения, что брыжеечные нити являются органами фосфоресценции, но весь вопрос о причине и локализации света в этих колониях требует дальнейшего изучения.

Еда.—Очень мало известно о пище альционарии, но весьма вероятно, что она полностью состоит из мельчайших личинок и других живых организмов. При исследовании кишечнополостных полостей консервированных альционарий в них очень редко обнаруживается пища, хотя фрагменты придатков ракообразных иногда были замечены по соседству с брыжеечными волокнами. Экспериментируя с *Alcyonium digitatum*, мисс Пратт^[369] обнаружила, что зооиды хватают и проглатывают различные мелкие организмы, добываемые поверхностными сетями, и что они также проглатывают мелко измельченные фрагменты мышц рыбы, но что они отвергают яйцеклетки многих видов рыб. У многих тропических и некоторых внутротических видов системы поверхностных каналов и межбрыжеечные пространства зооидов содержат большое количество зооксантелл, и их присутствие, по-видимому, в некоторых случаях связано с выраженной дегенерацией органов пищеварения. Было высказано предположение, что эти симбиотические "Водоросли" готовят пищевые материалы подобно растениям и что они поглощаются хозяевами, но представляется невероятным, что в любом случае этого источника питания достаточно. Вероятно, он должен быть в какой-то степени дополнен пищей, поступающей через рот и перевариваемой в кишечно-кишечной полости.

Вопрос о том, может ли альционария составлять важную часть рациона рыбы или других плотоядных животных, может иметь важное экономическое значение. Фрагменты пеннатулид *Virgularia* были обнаружены в желудках трески и других рыб, но за этим исключением нет никаких свидетельств того, что на какой-либо род систематически или хотя бы изредка охотятся какие-либо животные. За очень редкими исключениями альционарии не имеют признаков того, что они были разорваны, укушены или ранены плотоядными животными. Маловероятно, что наличие нематоцист в щупальцах может объяснить такой иммунитет, поскольку известно, что некоторые хищные животные питаются кишечнополостными, снабженными гораздо более крупными нематоцистами, чем у любого альционария. Однако все альционарии имеют характерный неприятный запах, и возможно, как и во многих других случаях, это сопровождается неприятным вкусом. Но если сами альционарии обладают иммунитетом, вполне возможно, что их крупные яйца, насыщенные желтком, могут стать немаловажным источником пищи. В местах, где процветают большие колонии, в период нереста в воду должно быть выброшено огромное количество икринок или эмбрионов, и из них лишь ничтожная доля может прожить достаточно долго, чтобы основать новую колонию.

Размножение.—Образование колоний путем геммирования часто упоминалось выше. Молодые почки колонии возникают из каналов энтодермы в стенке тела зооидов, в общей цененхиме или в столоне. Они никогда не возникают в результате эвагинации кишечных полостей зооидов. Нет никаких доказательств того, что когда-либо происходит деление колонии с образованием вторичных колоний. Геммация приводит к увеличению числа зооидов, образующих колонию, но не к увеличению количества колоний.

Деление зооидов встречается крайне редко; однако Штудером был зарегистрирован единственный случай в роде *Gersemia*. Половое размножение обычно происходит один раз в год; сомнительно, чтобы оно когда-либо происходило непрерывно. Колонии, по-видимому, почти всегда двудомные, пока зарегистрирован только один случай гермафродитизма.^[370]

Яйцеклетки и сперматозоидные мешочки обычно формируются и созревают на шести вентральных брыжейках, реже также на дорсальной паре брыжеек (рис. 148, Б). Сезон нереста варьируется в зависимости от местности. *Alcyonium digitatum* нерестится в Плимуте в конце декабря и несколько позже в Порт-Эрине. Пеннатулиды *Renilla* и горгониды *Leptogorgia* нерестятся в летние месяцы у побережья Северной Америки. В Средиземном море *Alcyonium palmatum* нерестится в сентябре-октябре (Ло Бьянко), *Gorgonia cavolinii* в мае-июне.

Точно неизвестно, когда происходит оплодотворение яйцеклеток, но у *Alcyonium digitatum* и у большинства альционариев это, вероятно, происходит после выхода яйцеклеток из зооидов. Однако некоторые формы определенно являются живородящими: личинки *горгонии капенсис* удерживаются в кишечной полости родительского зооида до тех пор, пока не вырастут до значительных размеров. Другими живородящими альционариями являются *Corallium nobile* (de Lacaze Duthiers), "Clavulaires petricoles" и *Sympodium coralloides* (Марион и Ковалевский), а также три вида *Nephthya*, обнаруженные на глубинах от 269 до 761 морской сажени (Корен и Даниэльссен). Общие черты развития очень схожи у всех альционариев, которые были исследованы. Яйцеклетка содержит значительное количество желтка и подвергается модифицированной форме сегментации. Свободно плавающая личинка называется "стеррула". Она состоит из внешнего слоя прозрачных реснитчатых клеток эктодермы, окружающих твердый энтодермальный плазмодий, содержащий желток. По мере употребления желтка в энтодерме появляется полость, и тогда личинку называют "планулой" (рис. 150). Устье впоследствии формируется путем инвагинации эктодермы на переднем полюсе. Развитие брыжейки еще полностью не описано.

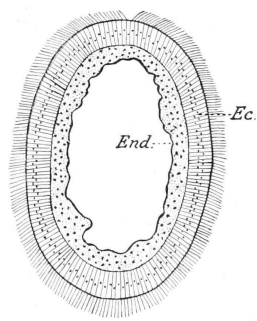


Рис. 150.— Реснитчатая личинка "planula" из *Alcyonium digitatum*. *Ec.* эктодерма; *Конец*, энтодерма.

Классификация.—Подкласс Alcyonaria удобно классифицировать следующим образом:-

Класс А. ПРОТАЛЬЦИОНАЦЕЯ.

Степень В. СИНАЛЬЦИНОМА.

Порядок 1. СТОЛОНИФЕРЫ.

Порядок 2. ЦЕНОТЕКАЛИИ.

Порядок 3. АЛЦИОНАЦЕЯ.

Порядок 4. ГОРГОНАЦЕИ.

Порядок 5. ПЕННАТУЛАЦЕИ.

Класс А. Protoalcyonacea.

К этому сорту относятся те роды, которые, подобно многим морским анемонам, не размножаются непрерывным побегом с образованием колоний.

Было описано несколько родов, и они были объединены в одно семейство под названием **Haimeidae**.

Haimea funebris, M. Edwards, была обнаружена у берегов Алжира; *H. hyalina*, Корен и Даниэльсен, в Норвегии; *Hartea elegans*, Райт, с побережья Ирландии; *Monoxenia darwinii*, Геккель, из Красного моря, и крупный новый вид, обнаруженный экспедицией "Сибога" на глубоководье у Керама. Однако все эти виды очень редки, и в настоящее время нет удовлетворительных доказательств того, что они остаются одиночками на протяжении всей жизни.

Степень В. Синальцинома.

Подразделение Synalcyonasea на отряды представляет много трудностей, и было предложено несколько различных классификаций. Только два отряда из пяти, которые здесь признаются, четко определены, а именно, ценотекалии, содержащие единственный ныне живущий род *Heliopora*, и пеннатуловые, или морские перья; остальные связаны таким количеством родов с промежуточными признаками, что определение их границ представляет немалую трудность.

Отряд I. Stolonifera.

Это колониальные альционарии, вырастающие из перепончатого или лентовидного столона, прикрепленного к камню или какому-либо другому инородному предмету. Стенки тела отдельных зооидов могут быть свободными или соединены рядом горизонтальных перекладин или платформ (аутотек); никогда не сросшиеся непрерывно, как у других отрядов (ценотекальные).

У простейшей формы этого отряда, *Sarcodictyon catenatum* Форбса, лентовидные нити столона извиваются по поверхности камней, образуя красную или желтую сеть, с верхней поверхности которой выступают прозрачные антокодии зооидов. При втягивании антокодии опускаются ниже поверхности общей цененхимы, и на их положение указывают маленькие подушкообразные подушечки на столоне. *Саркодиктион* встречается на глубине от 10 до 22 морских саженей в Ирландском море, у западного побережья Шотландии, Шетландских островов и у маяка Эддистоун, Южный Девон.

Другим очень важным родом является *Tubipora*, у которого трубчатая стенка тела каждого зооида намного длиннее пропорционально его диаметру, чем у *Sarcodictyon*, а антокодии втянуты не в стolon, а в базальную часть стенки тела. Зооиды соединены между собой горизонтальными платформами, на которых в результате геммации образуются новые зооиды. Как горизонтальные платформы, так и стенки тела зооидов снабжены скелетом из сросшихся спикул красного цвета.

Этот род хорошо известных кораллов-трубочников встречается иногда в огромных количествах на коралловых рифах как старого, так и нового света.

Его можно увидеть в заводях на краю рифов во время отлива колониями, часто диаметром в фут и более. Щупальца часто имеют ярко-изумрудно-зеленый цвет, и по мере того, как антокодии распускаются в чистой воде, они придают яркую окраску многим красотам

окружающей среды. Когда коралл потревожен или вода мелеет и антокодии втягиваются, тускло-красный цвет скелета постепенно заменяет ярко-зеленый цвет щупалец.

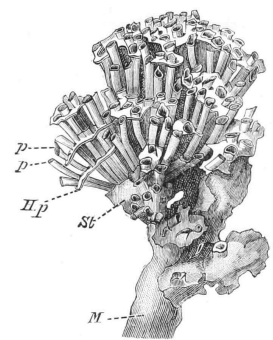


Рис. 151.—*Tubipora musica*, молодая колония, растущая на отмершей ветке madrepora (M). Hр, соединяющие горизонтальные платформы; p, p, скелетные трубки зооидов; St, базальный стolon.

Вполне вероятно, что этот отряд Alcyonaria был лучше представлен на рифах некоторых более ранних периодов мировой истории, чем в настоящее время. Ископаемая *сирингопора*, которая в изобилии встречается в известняках каменноугольного периода и других слоях, вероятно, была альционарием, принадлежащим к этому отряду. По способу роста он напоминает *Tubipora*, но вместо горизонтальных платформ, соединяющих зооиды, есть стержни, из которых вырастают новые зооиды (рис. 152). Похожие соединительные стержни обнаружены у недавно появившихся *Clavularia* (*Hicksonia*, Delage) *viridis* из Восточно-индийских рифов (рис. 153). Другими ископаемыми формами, принадлежащими к отряду, являются *фавориты*, очень распространенные кораллы верхнесилурийских пород и, возможно, *колоннарии*.

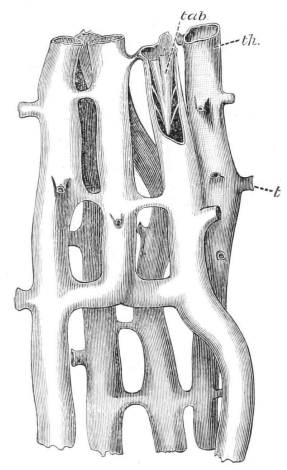


Рис. 152.—*Syringopora*, ископаемое, имеющее аутотекальные трубки (th), воронкообразные щитки (tab) и трубчатые перекладины (t).

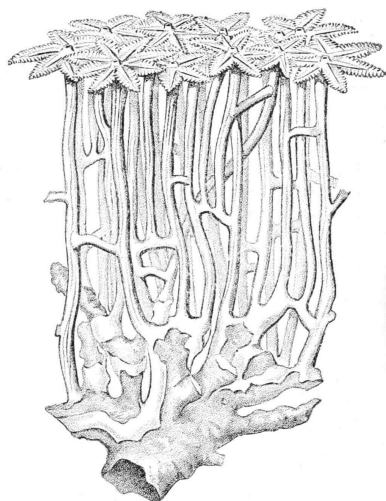


Рис. 153.—Клавулярия (Гиксония) *viridis*, с ползучим столоном и поперечными соединительными трубками.

Основными семействами столонифер являются:—

Семейство 1. CORNULARIIDAE.—Без спикул; *Cornularia*, Lamarck, Средиземноморский; *Stereosoma*, Hickson, Celebes.

Семейство 2. CLAVULARIIDAE.—*Clavularia*, Quoy и Gaimard; *Sarcodictyon*, Forbes, Великобритания; *Sympodium*, Ehrb.; *Syringopora*, Goldfuss, ископаемые.

Семейство 3. ТУБИПОРИДЫ.—*Тубипора*, Линней, тропическое мелководье.

Семейство 4. FAVOSITIDAE.—*Фавориты*, Ламарк; *Сиринголиты*, Хинде; *Стенопора*, Кинг.

Порядок II. Ценотекалии.

Этот отряд содержит единственный род и вид *Heliopora coerulea* среди современных кораллов, но, вероятно, был представлен большим количеством родов и видов в более ранние периоды.

В настоящее время он встречается во многих местах на теплом мелководье тропических районов Тихого и Индийского океанов. Обычно он растет на внутренней стороне рифа и может образовывать каменные глыбы диаметром пять или шесть футов. Коралл легко узнать, поскольку это единственный коралл, имеющий голубой цвет. Этот цвет обычно пронизывает весь скелет, но у некоторых форм отсутствует в поверхностных слоях.

Скелет состоит из ряда параллельных трубок с неперфорированными стенками, которые срослись друг с другом наподобие медовых сот. При вертикальном разрезе ветви коралла обнаруживается, что трубки разделены на ряд камер поперечными перегородками, или "таблицами". Мягкие живые ткани кораллов, зооиды и ценосарки, ограничены концевыми камерами, все нижние части представляют собой просто мертвый известковый скелет, поддерживающий живой поверхностный слой. Среди параллельных трубок можно обнаружить ряд камер большего размера, которые, по-видимому, образовались в результате разрушения смежных стенок групп примерно из девятнадцати трубок. Эти камеры снабжены различным количеством псевдосепт и имеют замечательное сходство с теками некоторых зоантарийных кораллов. То, что *Heliopora* не является зоантарийским кораллом, впервые было определено доказано Мозли, который показал, что каждая из этих более крупных камер содержит альционариевый зооид с восемью перистыми щупальцами и

восемью брыжейками. Зооиды возникают из слоя ценосарки, который покрывает все живые ветви коралловой массы, и этот слой ценосарки имеет сплетение каналов, сообщающихся, с одной стороны, с зооидами, а с другой - с рядом слепых мешочков, каждый из которых занимает полость одной из скелетных трубок вплоть до первой табулы. Зооиды *Heliopora* очень редко размножаются в дневное время, и было обнаружено, что заставить их размножаться в аквариуме очень трудно. Коралл, однако, часто заражен трубчатым червем, относящимся к роду *Leucodora*, который свободно разрастается и выступает с поверхности. Эти черви настолько постоянны и многочисленны в некоторых местностях, что фактически было высказано предположение, что *Heliopora* следует рассматривать как полихетовых червей, а не как альционарий. Однако, по словам мистера Стэнли Гардинера, эти черви не встречаются в ассоциации с *Heliopora*, обитающими на рифах Мальдивского архипелага.

Есть очень веские основания полагать, что определенные ископаемые кораллы были тесно связаны с *Heliopora*; что *Heliopora* на самом деле является единственным выжившим представителем группы альционариевых кораллов, которые в прошлые времена были широко представлены на рифах как по численности, так и по видам. Доказательства того, что другие ископаемые кораллы тесно связаны с *Heliopora*, не столь убедительны, и их истинное зоологическое положение может оставаться предметом предположений. Заказ может быть классифицирован следующим образом:—

Семейство 1. Heliolitidae.^[371]—Ценотекалии с правильными, хорошо развитыми перегородками, обычно по двенадцать в каждой чашечке.

Гелиолиты данского, силурийского и девонского периодов. *Космиолит*, Линдстрем, Верхний силурийский период. *Прогелиолиты*, Клаэр, Нижний силурий. *Plasmapora*, Эдвардс и Хайме, Верхний силурийский период. *Пропора*, Э. и Х., Верхний силурийский период. *Камптолит*, Линдстрем, Верхний силурийский период. *Диплоэпора*, Квенст, Верхний силурийский период. *Пикнолит*, Линдстрем, Верхний силурийский период.

Семейство 2. Helioporidae.^[372]—Ценотекалии с небольшими неправильно расположенными ценосаркальными слепыми глазками и переменным количеством перегородок или септальных гребней. *Heliopora*, де Бленвиль, современный, эоцен и верхний мел. *Политремацис*, д'Орбиньи, эоцен и верхний мел. *Октопремацис*, Грегори, миоцен.

Семейство **Coccoseridae** рассматривается Линдстремом как подсемейство Heliolitidae, а семейства **Thecidae** и **Chaetetidae**, вероятно, тесно связаны с Helioporidae.

Порядок III. Альционация.

Этот отряд содержит большое количество родов с большим разнообразием форм. Единственными признаками, объединяющими различные роды, является то, что стенки тела некоторых групп зооидов или всех зооидов срастаются вместе, образуя общую цененхиму, пронизанную ценосаркальными каналами, и что спиккулы не срастаются, образуя твердую известковую или роговую и известковую опору осевого скелета.

Сходство с отрядом Stolonifera отчетливо прослеживается у родов *Xenia* и *Telesto*. Некоторые виды *Xenia* образуют сплюснутые или куполообразные колонии, прикрепленные к камням

или кораллам, с нерасширяющимися антокодиями и стенками тела, соединенными лишь на небольшом расстоянии у основания. Молодые колонии *Xenia* фактически являются столониферами по всем существенным признакам. У *Telesto prolifera* мы находим сеть столонов, покрывающих коралловые ветви и другие объекты наподобие столонов многих видов *Clavularia*, хотя зооиды возникают из этих столонов не поодиночке, а группами, при этом стенки их тел срослись на определенном расстоянии. У *Telesto rubra* спикулы стенок тела срастаются вместе, образуя серию перфорированных трубочек, очень похожих в некоторых отношениях на трубки *Tubipora*.

Примечательным родом является *целогоргия*. Здесь мы находим ветвящуюся колонию, возникающую из базального столона, а ось главного стебля и каждой ветви состоит из одного очень удлиненного зооида, несущего на своих утолщенных стенках ветви следующего ряда и других зооидов. Это правда, что в этом роде очень мало слияний соседних зооидов, а количество истинной цененхимы настолько мало, что вряд ли можно сказать, что она вообще существует. Борн^[373] объединил этот род с *Telesto* в семейство *Asiphonasea*, которое он объединяет с *Pennatulida* в отряде *Stelechotokea*; но их родство, по-видимому, ближе к *Alcyonasea*, чем к *Pennatulacea*, от которого они отличаются многими важными признаками.

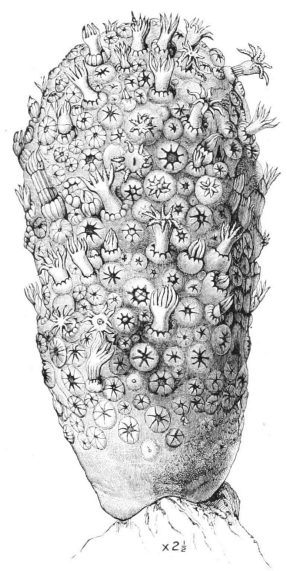


Рис. 154.—*Alcyonium digitatum*, образец с одной лопастью, с некоторыми расширенными зооидами.

Род *Alcyonium* содержит не только самую обычную британскую альционирию (*A. digitatum*), но и один из наиболее широко распространенных родов всех альционий, обитающих на мелководье.

Роды *Sarcophytum* и *Lobophytum* встречаются на мелководье в тропиках старого света. Первые часто состоят из огромных масс в форме испражнений жабы, мягких и губчатых по консистенции, зеленого, коричневого или желтого цвета. На некоторых рифах колонии *Sarcophytum* образуют очень заметную особенность, а их очень скользкая поверхность усугубляет незначительную опасность перехода вброд в этих регионах. Оба рода диморфны. Некоторые виды рода *Sclerophytum*,^[374] которые встречаются в Индийском океане, настолько твердые и хрупкие, что их легко можно принять за зоантарийский коралл. Этот характер обусловлен огромным количеством плотно упакованных спикул, которые несет цененхима.

Некоторые из этих спикул у *S. querciforme* размером 7 × 1,7 мм; самые крупные, хотя и не самые длинные (см. стр. 335) из всех спикул, встречающихся в отряде.

Другим очень важным родом, встречающимся на коралловых рифах и имеющим очень широкое распространение, являются *спонгоды*. Этот род образует густые и довольно хрупкие колонии бесконечного разнообразия красивых форм и расцветок. Из шейки каждой антокодии выходят одна или две длинные, острые, выступающие спикулы, которые придают поверхности очень колючий характер.

Роды *Siphonogorgia* и *Chironephthya* образуют большие хрупкие ветвящиеся колонии, которые легко можно принять за горгоний. Сила ветвей, однако, в основном обусловлена крупными, плотно упакованными веретенообразными спикулами на поверхности цененхимы - длинными кишечнополостными полостями зооидов, пронизывающими ось как стебля, так и ветвей. *Сифоногоргии* обычно равномерно красного или желтого цвета. *Хиронепфтия*, с другой стороны, демонстрирует большое разнообразие окраски у особей с одного и того же рифа и даже у разных ветвей одной и той же колонии.

Семейство. 1. Xeniidae.—Алсупасеа с нерассасывающимися зооидами. Спикулы - очень маленькие диски, обычно содержащие относительно небольшую долю извести.

Ксения, Савиньи; Индийский океан и Торресов пролив. *Гетероксения*, Келликер; Красное море, мыс Доброй Надежды и Торресов пролив.

Семейство 2. Telestidae.—Колонии, возникающие из покрывающего их перепончатого или ветвящегося столона. Прямостоячий стебель и ветви образованы стенками тела только двух или трех зооидов, из которых возникают вторичные зооиды и ветви следующего порядка.

Телесто, Ламуру, широко распространен в теплых водах Атлантического, Тихого и Индийского океанов. Род *Fascicularia*, Viguiet, с побережья Алжира, по-видимому, связан с *Telesto*, но группы зооидов короткие и не дают ответвлений.

Семья. 3. Coelogorgiidae.—Колония древовидных, прикрепленных столоноподобными отростками. Ножка образована осевым зооидом с утолщенными стенками тела. Ветви, образованные аксиальными зооидами второго порядка, и ответвления аксиальными зооидами третьего порядка, опирающиеся либо на две стороны, либо по спирали на главный стебель. Род *Coelogorgia*, Занзибар.

Семейство 4. Alcyoniidae.—Колонии этого семейства обычно мягкие и мясистые, а спикулы, равномерно распределенные по цененхиме, обычно не сливаются и не сцепляются, образуя сплошной скелет. Они могут быть неразветвленными или лопастными, никогда не дендритной формы. Основными родами являются:—*Alcyonium*, Linnaeus, cosmopolitan, но в основном распространены в умеренных и холодных водах. *Alcyonium digitatum* - самый распространенный британский алкионид. Он обитает на мелководье, от бассейнов, оставленных во время низких весенних приливов, до глубин 40 или 50 морских саженей, в большинстве мест на британских берегах. Келер утверждает, что в Бискайском заливе они опускаются на глубину более 300 морских саженей. Существуют две основные разновидности: одна белая или бледно-розовая в живом состоянии, а другая желтая. В некоторых населенных пунктах эти две разновидности могут быть найдены в одних и тех

же водоемах. Другой вид, *Alcyonium glomeratum*, отнесенный Греем к отдельному роду (*Rhodophyton*) и отличающийся от обычных видов красной окраской и длинными пальцевидными долями, встречается только у побережья Корнуолла. *Парацониум*, Милн Эдвардс; Средиземноморье. *Sclerophytum*, Пратт; иногда диморфный, Индийский океан. *Саркофитум*, Урок; диморфный, преимущественно тропический. *Лолофитум*, Маренцеллер; диморфный, тропический. *Anthomastus*, Веррилл; диморфный, Атлантический океан, глубоководье. *Акрофитум*, Хиксон; диморфный, мыс Доброй Надежды.

Семейство 5. Nephthyidae.—Колонии древовидные. Обычно мягкие и эластичные по консистенции. *Нефтия*, Савиньи; Индийский и Тихий океаны. *Губки*, Урок; широко распространены в Индийском и Тихом океанах.

Семейство 6. Siphonogorgiidae.—Колонии, часто значительных размеров. Дендритные. Спиккулы обычно крупные и обильные, придающие стеблю и ветвям жесткую, ломкую консистенцию. *Сифоногоргия*, Келлиker; Тропики Красного моря, Индии и Тихого океана. *Хиронефтия*, Райт и Штудер; Индийский и Тихий океаны. *Лемналия*, Серая; Занзибар. *Agaricoides*, Симпсон;^[375] Индийский океан, 400 морских саженей.

Порядок IV. Горгонацеи.

Этот отряд содержит очень большое количество дендритных и обычно гибких кораллов, встречающихся почти во всех морях и простирающихся от мелководья до очень больших глубин океана. Большая часть кораллов ярко окрашена, а поскольку основные пигменты закреплены в спиккулах и, следовательно, сохраняются после отмирания и высыхания кораллов, они являются одними из самых привлекательных и изящных объектов музея естественной истории.

Единственным признаком, отличающим их от *Alcyonasea*, является то, что они обладают скелетной осью, которая не перфорирована кишечнополостными полостями зооидов. Кишечнополостные полости обычно короткие. Отряд удобно разделить на два подотряда.

Подотряд 1. Псевдаксонии.

Ось в этом подотряде состоит из многочисленных спиккул, плотно упакованных вместе или сцементированных вместе веществом, которое, вероятно, родственно рогу по своему химическому составу. Это вещество может быть значительным по количеству, и в этом случае оно остается после декальцинации в виде губчатого, пористого осадка; или его может быть настолько мало, как в *кораллиуме*, что ось, по-видимому, состоит из твердого карбоната извести. Обычно утверждается, что у определенных родов ось пронизана питательными каналами, но доказательства, на которых это основано, неудовлетворительны, а в некоторых случаях и необоснованны. Однако не может быть никаких сомнений в том, что у некоторых родов ось пористая, а у других - нет, и это формирует полезный признак для разделения родов.

Семейство 1. Briareidae. Мозговое вещество состоит из плотно упакованных, но отдельных спикул, встроенных в мягкий роговой матрикс, который однороден по своему характеру на всем протяжении. Почти все роды образуют дендритные колонии значительных размеров.

Основными родами являются:—*Solenocaulon*, Серый; Индийский океан и Северная Австралия. Многие экземпляры этого рода имеют свищевидные стебли и ветви. Трубчатый характер стебля и ветвей, вероятно, вызван деятельностью ракообразного, *Алфея*, и может рассматриваться как следствие образования желчи.^[376] *Парагоргия*, М. Эдвардс; Норвежские фьорды в глубокой воде. Этот род образует очень большие древовидные колонии рубиново-красного или белого цвета. Это, пожалуй, самая крупная из дендритных альционарий. Она диморфна. *Спонгиодермия*, Келликер; Мыс Доброй Надежды. Поверхность этой формы всегда покрыта покрывающей коркой губкой. *Исилигоргия*, Ридли; Торресов пролив. Стебель и ветви сжатые и неправильного сечения.

Семейство 2. Sclerogorgiidae. Костномозговая масса образует отчетливую ось, состоящую из плотно упакованных удлинённых спикул с плотными роговыми оболочками.

Суберогоргия серая широко распространена в Тихом океане, Индийском океане и Вест-Индии. *Кероеиды*, W. и S., происходят из Японии.

Семейство 3. Melitodidae. Ось в этом семействе имеет ряд узлов и междоузлий (рис. 155), первая из которых состоит из подушечек, сформированных из рогового вещества с внедренными спикулами, вторая - из известкового вещества только со следами роговой матрицы. Междоузлия довольно жесткие, однако узлы придают определенную степень гибкости колонии в целом. Ни узлы, ни междоузлия не пронизаны питательными каналами, но при высушивании узлы становятся пористыми.

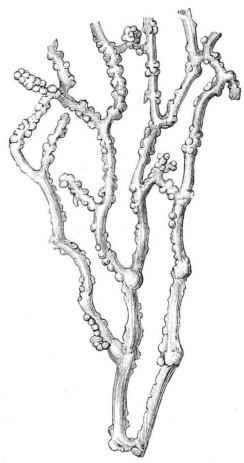


Рис. 155.—*Дихотома мелитодес*, показаны увеличенные узлы и междоузлия.

Основными родами являются:—*Melitodes*, Verrill; широко распространены в Индийском и Тихом океанах, на мысе Доброй Надежды и др. Этот род в некоторых местностях чрезвычайно распространен и отличается большим блеском и разнообразием окраски. Ветвление обычно дихотомическое в узлах. *Райтелла*, серая. Это изящная карликовая форма с Маврикия и побережья Южной Африки. *Парисис*, Верриль; Тихий океан от Формозы до Австралии, но не очень распространен. Один вид с Маврикия. Ветви возникают из междоузлий.

Семейство 4. Coralliidae.Ось образована слиянием спикул в плотную, твердую, негибкую известковую сердцевину.

Кораллиум, Ламарк. *Corallium nobile*, "драгоценный коралл" Палласа, встречается в Средиземном море, главным образом у берегов Северной Африки, но также на побережьях Италии, Корсики, Сардинии и простирается до островов Зеленого Мыса в Атлантическом океане. *C. japonicum*, Кишинуйе, рыбаки называют Акасанго, встречается у берегов Японии, а *C. reginae*, Хиксон, недавно был описан с глубоководья у берегов Тимора.^[377] Род *Pleurocorallium* Серый рассматривается некоторыми авторами как отдельный, но признаки, которые, как предполагается, должны его отличать, а именно наличие своеобразных "спикул в форме театрального бинокля" и наличие бородавок только с одной стороны ветвей, не очень удовлетворительны. Таким образом, Кишинева^[378] в род *Corallium* относят следующие виды: — *C. elatius*, Ридли (Момоирсанго); *C. konojoi*, Кишинева (Широсанго); *C. boshuensis*, К.; *C. sulcatum*, К.; *C. inutile*, К.; и *C. pusillum*, К. — все с побережья Японии. Из кораллов, полученных из этих видов, лучшие сорта Момоирсанго варьируются в цене от 30 фунтов стерлингов за фунт и ниже в зависимости от качества. Широсанго - наименее ценный из видов, поступающих на рынок, и редко экспортируется.^[379] Три вида *кораллия* (*Pleurocorallium*) были описаны с Мадейры,^[380] и один из них, *C. johnsoni*, недавно был найден на глубине 388 морских саженей у побережья Ирландии.^[381] Другими видами являются *C. stylasteroides* с Маврикия; *C. confusum*, Морофф,^[382] из залива Сагами в Японии; и неописанный вид, добытый "Сибогой" у берегов Джиллоло. Эти кораллы простираются от мелководья до глубин 300-500 морских саженей. *Pleurocoralloides*, Морофф, отличается от других очень выступающими бородавками и характером крупных веретенообразных и чешуевидных спикул. Он был найден в заливе Сагами, Япония. Образцы, отнесенные к роду *Pleurocorallium*, были найдены ископаемыми в белом мелу Франции, но кораллиум был найден только в третичных отложениях.^[383]

Подотряд 2. Axifera.

Ось в этом подотряде может быть роговой, или роговой с сердцевинной из карбоната кальция, или состоять из рога, пропитанного карбонатом кальция, или из узлов рога, чередующихся с междоузлиями из карбоната кальция. Его можно отличить от оси псевдаксонии по тому факту, что ни в одном случае не наблюдалось определенных спикул, принимающих участие в его формировании. Было высказано предположение, что, поскольку Axifera представляют собой линию происхождения, отличную от линии Pseudaxonia, их следует расположить в отдельном порядке. Однако, помимо характера оси, два подотряда демонстрируют так много сходства в своей общей анатомии, что лучше рассматривать две линии происхождения как объединенные в пределах горгонообразных. Крайне маловероятно, что эти две группы произошли независимо от столонноносного предка.

Семья. 1. Isidae.—В это семейство входят все те Axifera, у которых ось состоит из чередующихся узлов из рога и междоузлий из известкового вещества.

Не может быть никаких сомнений в близком родстве многих родов этого семейства с Melitodidae из Pseudaxonia. У обоих цененхима тонкая, а кишечные полости короткие. Не было обнаружено никаких существенных различий между структурой зооидов двух семейств, и теперь, когда мы знаем, что "питательные каналы" *мелитод* не перфорируют

узлы, между системами ценосаркальных каналов не осталось важных различий. Структура и метод кальцификации междоузлий этих двух семейств очень похожи. Основное различие между ними состоит в том, что узлы *Isidae* чисто роговые, тогда как у *Melitodidae* роговое вещество узлов содержит известковые спиккулы.

Основными родами являются:—*Isis*, Linnaeus; Тихий океан. Этот род образует обширные веерообразные колонии с относительно толстой цененхимой, короткими крепкими междоузлиями и черными роговыми узлами. *Монси*, Ламуру; побережье Австралии. Бородавки имеют булабовидную форму и расположены спиральными рядами вокруг стебля. *Аканелласерая*; встречается в основном на глубоководье в Атлантическом океане, но также и в Тихом. Междоузлия длинные, и от узлов отходят ветви. Большинство видов обитает на большой глубине, некоторые - на очень большой (*A. simplex*, от 1600 до 1700 морских саженей). У этого и следующих родов цененхима тонкая, а зооиды вытягиваются несовершенно или вообще не вытягиваются. *Ceratoisis*, Райт; Атлантический океан, простирающийся от мелководья до глубоководья. Ветви возникают из узлов. *Хелидонизис*, Штудер; глубоководье у Азорских островов. *Изиделла*, Серая; Средиземное море. *Батигоргия*, Райт; у берегов Иокогамы, 2300 морских саженей. Этот род неразветвленный, с очень длинными междоузлиями и короткими узлами. Зооиды расположены только на одной стороне стебля.

Семья. 2. Primnoidae.—Это хорошо заметное семейство. Ось колоний роговая и известковая. Цененхима и нерассасывающиеся зооиды защищены чешуевидными спиккулами, которые обычно накладываются друг на друга и образуют полноценный панцирь для защиты мягких частей. На аборальной стороне основания каждого щупальца имеется специальная чешуйка, и они соединяются вместе, когда щупальца складываются над перистомом, образуя крышечку.

Основными родами являются:—*Primnoa*, Lamouroux; Атлантический океан, встречаются также во фьордах Норвегии. Этот род обычно встречается на средней глубине, от 100 до 500 морских саженей. *Primnoella*, серый. Этот род, по-видимому, ограничен морями умеренного климата южного полушария. Он не разветвленный. Зооиды расположены завитками вокруг длинного хлыстообразного стебля. *Плюмарелла* серая; южное полушарие, умеренно глубоководная. Разветвленная в одной плоскости. Зооиды маленькие и поочередно возникают через значительные промежутки времени по бокам ветвей. *Стенеллы*, серые; широко распространены в глубокой воде. Зооиды крупные и расположены в виде завитков по три, расположенных на значительном расстоянии друг от друга. *Stachyodes*, W. и S.; Фиджи, Кермадеки, Азорские острова, в глубоководье. Колония слабо разветвленная. Зооиды в правильных завитках по пять штук. Другими родами, принадлежащими к этой группе Primnoidae, являются *Thouarella*, Gray и *Amphilaphis*, Антарктические моря.

Следующие роды выделены в отдельные подсемейства:—*Каллозострон*, Райт; Антарктическое море, 1670 морских саженей. Ось наклонная, и зооидеи густо расположены рядами на ее верхней поверхности. Зооиды защищены крупными зубчатыми чешуйками, из которых чешуйки последнего ряда переходят в длинные шиповидные отростки. *Calyptraphora*, серый; Тихий океан, глубоководный. Основание зооидов защищено двумя удивительно крупными чешуйками. *Primnoides*, W. и S.; Южный океан. Крышечные чешуйки четко не дифференцированы, и поэтому чашечка защищена несовершенно.

Семейство 3. Chrysogorgiidae.^[384]— Ось в этом семействе состоит из ороговевшего волокнистого вещества с прослоенными известковыми частицами и возникает из известковой пластинки, которая иногда дает корневидные отростки. Он может быть неразветвленным или разветвленным таким образом, что ветви второго, третьего и последующих порядков, в свою очередь, принимают направление основания главной оси. Ось часто имеет металлический переливчатый вид. Зооиды обычно располагаются в один прямой или спиральный ряд на ветвях и не втягиваются. Цененхима тонкая. Спиккулы значительно различаются, но у очень значительной части видов они представляют собой тонкие овальные пластинки или песочные часы (рис. 149, 10, стр. [336](#)).

Некоторыми авторами это семейство считается самым простым и примитивным из Axifera; но тонкий характер оси главного стебля и ветвей, тонкость цененхимы, расположение зооидов только с одной стороны ветвей и разреженность известковых спиккул могут быть отнесены не к примитивным признакам, а к особой адаптации к жизни в медленных равномерных течениях глубоководья.

Основные роды:—*Lepidogorgia*, Verrill; Атлантический и Тихий океаны, от 300 до 1600 морских саженей. Ось неразветвленная. Зооиды крупные, расположены в один ряд. *Trichogorgia*, Хиксон; Мыс Доброй Надежды, 56 морских саженей. Колония, разветвляющаяся в одной плоскости. Зооиды многочисленны и со всех сторон разветвляются. *Хризогоргии*, D. и М.; глубоководные. Ось разветвленная. Спиккулы на зооидах всегда крупные. *Металлогоргия*, Верслуйс; Атлантический океан, от 400 до 900 морских саженей. Прикорневая часть стебля неразветвленная (моноподиальная). *Иридогоргия*, Веррилл. Спиральный стебель и ветви. *Плеврогоргия*, Верслуйс. Ось разветвлена в одной плоскости. Цененхима толстая. *Riisea*, D. и М. Моноподиальный стебель и толстая цененхима.

Семья. 4. Muriceidae.— Это большое семейство, демонстрирующее очень большое разнообразие повадок. Спиккулы часто очень колючие и выступают за поверхность эктодермы, придавая колонии грубый вид. Описано большое количество родов, но ни один из них не является хорошо известным. Семейство требует тщательного пересмотра.

Наиболее важными родами являются:—*Acanthogorgia*, Серые; обитают преимущественно на глубоководье в Атлантическом океане. Чашечки крупные, цилиндрические и колючие. *Villogorgia*, D. и М.; широко распространены. Нежные, изящные формы, с тонкой цененхимой. *Echinomuricea*, Верриль; *Muricea*, Ламуру; *Paramuricea*, Келль; *Acamptogorgia*, W. и S.; *Bebryce*, Филипп.

Семья. 5. Plexauridae.—В этом семействе мы находим одних из самых крупных и солидных горгонид. Ось обычно черная, но ее роговое вещество может быть пропитано известью, особенно у основания. Цененхима толстая, зооиды обычно полностью втягиваются, а поверхность гладкая. Виды семейства в основном обитают на мелководье в теплых или тропических регионах.

Основными родами являются:—*Eunicea*, Lamouroux. Чашечки выпуклые, не втянутые. *Плексаура*, Ламуру; *Эуплексаура*, Верриль. *Eunicella*, Веррилл. С наружным слоем своеобразных спиккул факелообразной формы. Единственным британским видом этого отряда является *Eunicella cavolini* (ранее называлась *Горгония веррукозная*). Он обитает на глубине от 10 до 20 морских саженей у берегов Ла-Манша и к западу от Шотландии. Иногда

встречаются экземпляры, в которых виден желчеобразный порок развития с круглым отверстием, содержащий Моллюск. Такие желчные образования, достаточно распространенные у некоторых видов *Madreporaria*, редко встречаются у *Alcyonaria*.

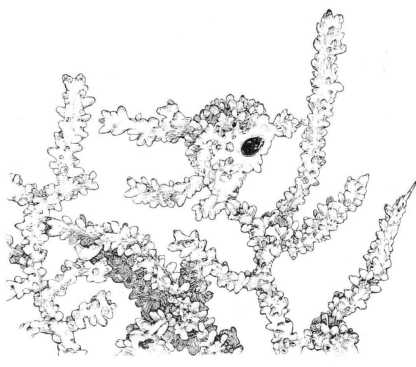


Рис. 156.—*Эвничелла каволини*. Несколько веточек крупного высушенного экземпляра, на которых виден желчный пузырь, образованный усоногим моллюском.

Семья. 6. Gorgoniidae.—В это семейство входят одни из самых распространенных и наиболее известных родов отряда. Обычно они образуют большие гибкие разветвленные колонии с тонкими роговыми осями и цененхимой. Зооиды обычно полностью втягивающиеся.

Основными родами являются:—*Gorgonia*, Linn. Этот род включает *горгонию* (*Rhipidogorgia*) *flabellum*, хорошо известную веерную горгонию с тесно соединяющимися ветвями из теплых вод Атлантического океана. Роды *Eugorgia*, Verrill и *Leptogorgia*, Milne Edwards, отличаются от *Gorgonia* характером спикул. У *Xiphigorgia* Милна Эдвардса из Вест-Индии ветви сильно сжаты, образуя по краям крыловидные гребни, на которых рядами расположены зоопоры. У *Малакогоргии*, Хиксон, спикул нет. Мыс Доброй Надежды.

Семейство 7. Gorgonellidae.—В этом семействе роговая ось пропитана известью. Поверхность цененхимы обычно гладкая, а спикулы мелкие. Колонии иногда неразветвленные (*Juncella*). У ветвящихся форм оси концевых ветвей часто очень тонкие и нитевидные по размерам.

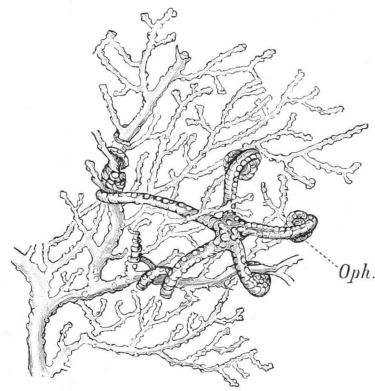


Рис. 157.—*Verrucella guadaloupensis* эпизоотической Хрупкой звездочкой (*Oph.*) аналогичного цвета.

Основными родами являются:—*Gorgonella*, с разветвленной дрябловидной осью; *Ctenocella*, со своеобразным двойным гребенчатым способом ветвления; и *Juncella*, которая образует

очень длинные неразветвленные или слегка разветвленные колонии с булабовидными спиклами. Все эти роды обитают на мелководье в тропических или полутропических регионах мира. *Verrucella* - род с тонкими соединяющимися ветвями, обитающий преимущественно в мелководных тропических водах у берегов Атлантики. Подобно многим горгонацеям, у которых ветви расположены в одной плоскости (дрябловидные), *Верруцелла* часто несет значительное количество эпизоотических Хрупких звездочек, которые обвивают ветви своими гибкими руками и таким образом прочно прикрепляются к хозяину. Нет оснований предполагать, что эти Хрупкие звездочки в каком-либо смысле являются паразитическими, поскольку у особей, несущих множество таких форм, нет никаких признаков повреждения или дегенерации, и, возможно, они даже могут быть полезны *Verrucella*, охотясь на другие организмы, которые могут быть вредными. Интересной особенностью ассоциации является то, что хрупкие звезды того же цвета, что и хозяин, а шишковидные пластинки на их аборальной поверхности имеют близкое сходство с бородками (рис. 157).

Отряд V. Pennatulacea.

Морские пернатые образуют совершенно особый отряд Alcyonaria. Это единственные альционарии, которые не ведут строго оседлый образ жизни, которые способны к независимому передвижению в целом и демонстрируют двустороннюю симметрию колонии. До сих пор не обнаружено родов, которые можно было бы рассматривать как связующие звенья между Pennatulacea и другими отрядами Alcyonaria. Следовательно, их положение изолировано, а их взаимоотношения неясны.

Особенности отряда обусловлены большим ростом и изменением структуры первого сформированного зооида колонии. Этот зооид (оозоид, Гауптполип или Аксиальный зооид) значительно увеличивается в длину, развивает очень толстые мясистые стенки, обычно теряет свои щупальца, органы пищеварения и часто рот, демонстрирует глубокую модификацию своей системы брыжеек и другими способами становится приспособленным к своей функции поддержания всей колонии.

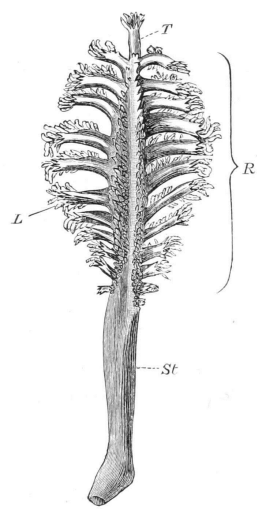


Рис. 158.- Схема морского загона. *L*, листья, состоящие из ряда аутозооидов; *R*, рахис; *St*, черешок; *T*, антокодии осевого зооида, обычно подавленные. (В честь Юнгерсена.)

Аксиальный зооид с ранней стадии развития демонстрирует разделение на две области: дистальную область, которая образует путем образования гемм на стенке тела многочисленные вторичные зооиды и становится основой колонии; и проксимальную область, которая становится стеблем или цветоносом и не образует почек (рис. 158). Вторичные зооиды бывают двух видов: аутозооиды и сифонозооиды. Первые имеют обычные признаки алционарного зооида и производят половые клетки; у последних нет щупалец, редуцированная брыжеечная система и устье, снабженное очень широким сифоноглифом.

Расположение аутозооидов и сифонозооидов на осевом зооиде подвержено значительным изменениям и является основным признаком классификации отряда. У *Pennatulaceae* аутозооиды расположены двумя двусторонне расположенными рядами на рахисе, образуя листья или ушные раковины колонии (рис. 158). Численность на каждом листе увеличивается по мере роста колонии за счет добавления новых зооидов в регулярной последовательности от дорсальной к вентральной стороне корешка^[385] (рис. 159). У других *Pennatulaceae* аутозооиды расположены рядами, которые не соединяются, образуя листья (*Funiculina*), в виде пучка на конце длинного цветоноса (*Umbellula*), разбросаны на спинной стороне корешка (*Renilla*, рис. 160) или разбросаны по всем сторонам корешка (*Cavernularia*, рис. 161). У тех форм, у которых аутозооиды рассеяны, двусторонняя симметрия колонии в целом становится затемненной. Сифонозооиды могут быть обнаружены на листьях (*птероеиды*), но чаще между листьями или рядами аутозооидов или неравномерно разбросаны среди аутозооидов. Обычно сифонозооиды бывают только одного вида, но у *Pennatula murrayi* есть один специально модифицированный сифонозооид у основания каждого листа,^[386] который, по-видимому, выполняет какую-то особую, но неизвестную функцию.

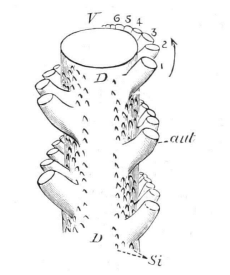


Рис. 159.— Схема части шейки морского пера, *aut*- ряды аутозооидов; 1-6 - порядок возраста аутозооидов, составляющих лист; *D* - дорсальная сторона шейки; *Si* - сифонозоиды; *V* - вентральная сторона шейки. (В честь Юнгерсена.)

У *Umbellula gracilis* каждый сифонозооид несет по одному перистому щупальцу, а у некоторых других видов того же рода есть щупальце, которое не является перистым.^[387]

Зооиды и цененхима обычно защищены корочкой из окрашенных или бесцветных, длинных, гладких, игловидных известковых спикул, расположенных преимущественно в поверхностном слое, благодаря чему нижележащие ткани становятся мягкими и пористыми по текстуре. В некоторых случаях спикулы представляют собой гладкие двойные булавки, стержни, диски или неправильные гранулы, а у *Sarcophyllum*, *Chunella*, некоторых видов *Umbellula* и других известковый скелет отсутствует. Бугорчатые веретена, столь распространенные у других альционарий, не встречаются ни у одного вида. У большинства родов роговой, или кальцинированный роговой стержень встроен в центральную часть

осевого полипа, служа позвоночником или опорой для его мышц. Однако он отсутствует у *сениллы* и редуцирован или отсутствует в *кавернулярии*.

Половые органы находятся только в брыжейках аутозооидов, и каждая колония состоит либо из самцов, либо из самок. В отряде нет записей о гермафродитизме. Яйца содержат значительное количество желтка, и оплодотворение происходит в морской воде после их выхода. Сегментация неправильная, и свободно плавающая реснитчатая личинка (из *Renilla*) демонстрирует зачатки первых почек от осевого полипа, прежде чем он осядет в ил.

Морские загоны обычно встречаются на илистом или песчаном морском дне, от глубины нескольких морских саженей до самых больших глубин океана. Обычно предполагается, что их нормальное положение - это когда плодоножка погружена в грязь, а рахис выпрямлен. Положительные доказательства этого были предоставлены Румпиусом, написавшим в 1741 году, в случае с *Virgularia rumphii* и *V. juncea* в Амбоине,^[388] и Дарвином в случае с *Stylatula darwinii* в Баия-Бланке.^[389]

"При низкой воде, - пишет Дарвин, - можно увидеть сотни этих зоофитов, торчащих, как щетина, усеченным концом вверх, на несколько дюймов над поверхностью илистого песка. Когда к ним прикасались или тянули, они внезапно втягивались внутрь с такой силой, что почти или совсем исчезали".

Неизвестно, обладают ли пеннатулиды способностью перемещаться с места на место, когда местные условия становятся неблагоприятными. Вполне вероятно, что они обладают такой способностью, но рассказы о Морских загонах, лежащих плашмя на песке, по-видимому, не основаны на непосредственных наблюдениях. Басня о *пеннатуле*, свободно плавающей "со всеми своими тонкими прозрачными полипами, развернутыми и излучающими свой обычный яркий фосфоресцирующий свет, плывущей сквозь тихую и темную бездну благодаря регулярным и синхронным пульсациям мельчайших окаймленных рукавов всего полипа", по-видимому, основана на заявлении, сделанном Бохадшем в 1761 году, и, каким бы живописным оно ни было, несомненно, ошибочно.

Яркое свечение многих видов Pennatulacea наблюдалось многими натуралистами, и весьма вероятно, что все они в той или иной степени обладают этим свойством. Фосфоресценция, по-видимому, испускается брыжеечными нитями аутозооидов, но пока не определено, ограничивается ли это явление этими органами или распространено в более общем плане.

Пеннатуловые обычно лишены эпизоитов, но иногда среди зооидов встречается паразитический или полупаразитический энтомострак *Lamippe*. Маленький краб также часто встречается между крупными листьями видов *Pteroeides*. Однако самый замечательный случай симбиоза недавно наблюдался в виде покрытого коркой гимнобластического гидроида^[390], живущего на свободном краю листьев вида *Ptilosarcus*.

Отряд Pennatulacea делится на четыре секции.

Раздел. 1. Пернатые. В этом разделе колония отчетливо двусторонне симметрична, а аутозооиды расположены рядами, стенки их тел срослись, образуя листья.

Род *Pteroeides*, представитель рода семейства **Pteroeididae**, представляет собой мясистую морскую ручку, обитающую на мелководье в теплых водах Тихого океана и Средиземного моря. У него большие листья с длинными колючими, выступающими спикулами, и сифонозооиды находятся на листьях. *Pennatula*, представитель рода семейства **Pennatulidae**, имеет более широкое распространение по площади и глубине. *Pennatula phosphorea* - обычный британский вид, обитающий на глубине от 10 до 20 морских саженей во многих местах у наших берегов. Его длина составляет около 5 дюймов. Существует несколько разновидностей этого вида, распространенных в водах Атлантического океана. *Pennatula grandis* - великолепный вид, обитающий в норвежских фьордах, в проливе Фарерские острова и у северных берегов Северной Америки, на глубинах от 50 до 1255 морских саженей. Были получены экземпляры длиной не менее 2½ футов. *P. murrayi* и *P. naresi* - виды рода, обитающие на глубине нескольких сотен морских саженей в тропических морях.

Род *Virgularia*, принадлежащий семейству **Virgulariidae**, представлен в Британских морях *V. mirabilis*, длинным тонким морским пером, встречающимся во многих местах у берегов Шотландии.

Раздел. 2. Пряности.—Этот раздел включает те морские загоны, в которых аутозооиды расположены двусторонне на осевом зооиде рядами или более нерегулярно, но не объединяются в листья. Это большой раздел, содержащий множество широко расходящихся родов.

Семейство **Funiculinidae** представлено на наших побережьях *Funiculina quadrangularis*, длинной и стройной морской ручкой длиной 2-3 фута. Аутозооиды расположены косыми рядами, а сифонозоиды находятся на брюшной стороне рахиса. В этом роде есть одна точка, представляющая особый интерес. Сифонозооиды, по-видимому, изменяются по мере роста колонии и становятся аутозооидами. Если это так, то, возможно, правильнее описать род как лишенный настоящих сифонозооидов.

Семейство **Anthoptilidae** содержит вид *Anthoptilum grandiflorum*, который широко распространен на глубинах от 130 до 500 морских саженей в Северной и южной частях Атлантического океана. Это, пожалуй, самый крупный из всех Pennatulacea, экземпляры которого были получены с мыса Доброй Надежды длиной более 4 футов с расширенными аутозооидами, каждый более полудюйма в длину.

Семейство **Kophobelemnonidae** содержит ряд форм с удивительно крупными аутозооидами, расположенными неправильными рядами по обе стороны от шейки. Сифонозооиды многочисленны и разбросаны, и на их положение указывают маленькие сосцевидные чашечки на цененхиме. Поверхность этих ручек обычно шероховатая из-за наличия многочисленных грубых выступающих спикул. *Коф-гелеммон* встречается в Средиземном море на большой глубине, у берегов Ирландии и Шотландии и в других регионах.

Семейство **Umbellulidae** содержит некоторые из наиболее замечательных и интересных образцов глубоководной фауны. Цветонос очень длинный, а рахис низкорослый и расширенный. Аутозооиды большого размера, не втягивающиеся и расположены в виде грозди или розетки на верхушечном рахисе. Между видами существует широкий структурный диапазон. У некоторых видов есть многочисленные крупные спикулы, у других их нет вообще. У некоторых видов сифонозооиды имеют единственное пери- или пальцевидное щупальце, у других сифонозооиды относятся к обычному типу. *Umbellula*, по-

видимому, несколько редкий, но космополитичный глубоководный род, простирающийся от Арктики до Антарктики на глубине от 200 до 2500 морских саженей.

Интересный род *Chunella* был обнаружен немецкой экспедицией "Вальдивия" на глубине около 420 морских саженей у побережья Восточной Африки, а впоследствии голландской экспедицией "Сибога" на глубине около 500 морских саженей у Малайского архипелага. Согласно Кюкенталю,^[391] этот род с другим близкородственным родом *Amphianthus* должен образовать новую секцию Pennatulacea, **Verticilladeae**. Чунелла имеет длинную и очень тонкую ножку и плодоножку, причем первая заканчивается единственным аутозооидом и имеет пять или шесть завитков из трех аутозоид, расположенных на значительном расстоянии друг от друга. Спиккулы отсутствуют. Полное описание этого рода еще не опубликовано, но ясно, что он занимает очень изолированное положение в отряде.

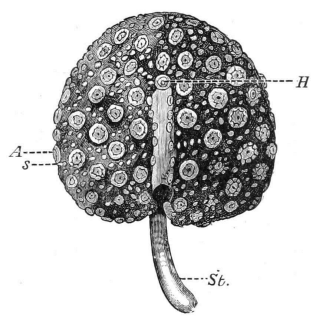


Рис. 160.—*Renilla reniformis*, небольшой экземпляр (34 мм), показывающий дорсальную сторону расширенного рахиса. А, аутозооид; Н, устье осевого зооида; s, сифонозооид; St, короткий стебель. (В честь Келликера.)

Раздел. 3. Почки.—Этот раздел содержит единственное семейство **Renillidae** и единственный род *Renilla* (рис. 160). Рахис расширен до уплощенной сердцевидной формы, расположенной под углом к плодоножке, а зооиды ограничены спинной поверхностью, которая находится выше всего в естественном положении колонии. Плодоножка короткая и не содержит осевого скелета. Цвет этого морского пера обычно фиолетовый при сушке или консервировании. Экземпляры *Renilla* очень многочисленны на мелководье в некоторых местностях Атлантического и тихоокеанского побережий Северной Америки, но этот род также был получен в Красном море и на побережье Австралии. Популярное название этого рода - "Морские анютины глазки".

Раздел. 4. Веретиллии.—Этот раздел содержит ряд родов, у которых двустороннее расположение зооидов затемняется их постепенным переходом на дорсальную сторону осевого полипа. Корешок и плодоножка толстые и мясистые, а аутозооиды и сифонозоиды неравномерно распределены по всему корешку. Род *Cavernularia* нередко встречается на умеренных глубинах Индийского и Тихого океанов и отличается от других родов уменьшением оси скелета. Другими родами являются *Veretillum*, Средиземноморье и Атлантический океан, и *Lituaria*, Индийский океан.

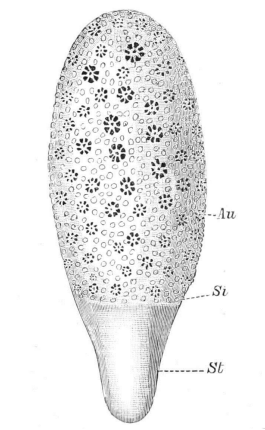


Рис. 161.—*Кавернулярия толстая*. Au, автозооид; Si, сифонозооид; St, стебель. (В честь Келликера.)

ГЛАВА XIV

АНТОЗОИ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ЗОАНТАРИИ

Подкласс II. Зоантарии.

Зоантарии демонстрируют гораздо большее разнообразие форм и строения, чем альционарии. Следовательно, подкласс трудно определить в нескольких словах, и можно считать, что он включает всех антозоа, которые не обладают типичными признаками альционарии.

Все отряды, за исключением Antipathidea и Zoanthidea, содержат роды одиночных зооидов, а отряды Edwardsiidea и Cerianthidea не содержат родов, образующих колонии. С другой стороны, у Madreporaria, Zoanthidea и Antipathidea образуются колонии, состоящие из очень большого числа особей, которые часто достигают очень больших размеров. Термин "Морская анемона" обычно используется при описании одиночных зоантарий, которые не образуют никаких скелетных структур, а термин "Коралл" применяется ко всем тем зоантариям, которые действительно образуют скелет.

Однако в научном трактате эти популярные термины больше не могут быть использованы удовлетворительно. "Морские анемоны" демонстрируют так много важных различий в анатомическом строении, что их следует отнести по крайней мере к трем различным отрядам, которые не являются тесно связанными, а организмы, к которым применяется термин "Коралл", принадлежат к такому количеству организмов, таких как Alcyonaria, Hydrozoa, Polyzoa и даже водоросли, что его использование стало неопределенным.

Хотя эти термины должны исчезнуть из систематической части зоологии, они, однако, все еще могут использоваться при описании местной фауны или коралловых рифов для обозначения мягких одиночных зооидов, с одной стороны, и организмов, животных или растений, образующих большие массивные скелеты из карбоната извести, с другой.

Таким образом, форма одиночных зооидов и колонии зооидов у зоантарий может сильно различаться. У актиниариев мы находим одиночные мягкие студенистые зооиды значительного размера, прилипшие к камням или наполовину зарытые в песок. Среди мадрепорарий мы находим большие разветвленные колонии из тысяч зооидов, поддерживаемые обильным скелетом из карбоната извести, который они выделяют. Среди Antipathidea, опять же, мы находим дендритный скелет из темного рогового вещества, образованный колонией мелких зооидов, которые покрывают его подобно тонкой коре. Большинство зоантарий, как и других зоофитов, постоянно прикреплены ко дну океана. Там, где оседает эмбрион, должна оставаться взрослая особь или колония взрослых особей до самой смерти. Однако некоторые из обычных морских анемонов могут медленно скользить по поверхности, на которой они покоятся, и таким образом изменять свое положение в соответствии с условиями окружающей среды. Другие (миньяидиды) плавают в море вверх тормашками, и течения носят их туда-сюда. Другие, опять же (*Cerianthus*, *Edwardsia*, *Peachia*), зарываются в песок или ил на морском дне.

Структура зооида значительно различается, но по следующим признакам отличается от зооида Alcyonaria. **Щупальца** обычно представляют собой простые пальцевидные отростки, и когда они несут вторичные ушные раковины, их легко отличить от рядов вторичных ушных раковин щупальца альционарии. Количество щупалец очень редко достигает восьми (у молодых *халькампа*), и в этих случаях они не перистые. Количество щупалец может быть шесть (у многих Antipathidea и некоторых зооидов *Madrepora*), двенадцать (у *Madrepora*), у некоторых кратно шести или неопределенное число. У Thalassianthidae и некоторых других семейств Actiniaria щупальца перистые, но не имеют правильной перистой формы, как у Alcyonaria.

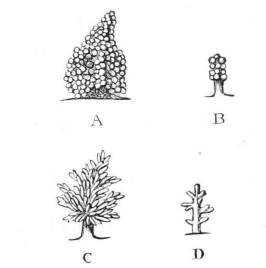


Рис. 162.— Большие (А) и малые (Б) перистые щупальца *Actinodendron plumosum*. Большие (С) и малые (D) перистые щупальца *A. glomeratum*. (В честь Хэддона.)

Что касается количества **брыжеек**, зоантарии демонстрируют очень большое разнообразие. Было показано, что в их развитии часто бывает стадия, на которой насчитывается всего восемь брыжеек. Эту стадию обычно называют стадией *Эдвардсии*. Эти восемь брыжеек расположены двусторонними парами следующим образом: — Одна пара прикреплена к стенке тела и достигает дорсальной стороны устья и называется парой дорсальных направляющих; соответствующая пара, прикрепленная к вентральной стороне устья, называется парой вентральных направляющих. Две другие пары — это боковые брыжейки. К этим четырём парам в конце стадии *Эдвардсии* добавляются две дополнительные пары, образующие все двенадцать брыжеек (см. рис. 163).

Эти шесть первичных пар брыжеек, которые Дюрден удобно назвал "протокнемами", можно проследить в развитии и распознать у взрослых особей большинства зоантарий. Но количество брыжеек обычно увеличивается на более поздних стадиях за счет добавления других брыжеек, называемых "метакнемами". Метакнемы отличаются от протокнемий тем,

что они обычно появляются односторонними парами, то есть парами, в которых оба члена возникают на одной и той же стороне устья, и их количество очень варьируется по всей группе. Пространство, окруженное парой брыжеек, называется "энтоцеле", а пространство между двумя парами брыжеек называется "эктоцеле".

Двенадцать протоков обычно представляют собой полные брыжейки, то есть они простираются на все расстояние от стенки тела до устья, в то время как метакнемы могут быть полными или неполными; в последнем случае они простираются только на часть расстояния от стенки тела до устья.

Таким образом, делая общий обзор анатомии зоантарий, мы обнаруживаем, что относительно количества или расположения брыжеек нельзя сделать общего утверждения, которое справедливо для всего или даже для значительной части родов.

Полосы мышц-ретракторов, как и у *Alcyonaria*, расположены только на одной стороне брыжейки (за исключением *Antipathidea* и *Cerianthidea*), но важной особенностью *Zoantharia* является то, что полосы мышц на вентральной паре направляющих расположены на дорсальных сторонах этих брыжеек, а не на вентральных сторонах, как у *Alcyonaria*.

У *Edwardsiidea* всего восемь полных брыжеек, но Форотом недавно было обнаружено различное количество других рудиментарных и неполных брыжеек.^[392] У *Zoanthidea* брыжейки многочисленны, но порядок примечателен тем фактом, что спинные направления неполные и что из добавленных пар метакнемий одна брыжейка становится полной, а другая остается неполной. У большинства родов *Antipathidea* имеется всего десять брыжеек, но у *Leiopathes* их двенадцать, и поскольку у них нет полос стягивающих мышц, трудно точно определить их истинное отношение к брыжеечникам других зоантарий.

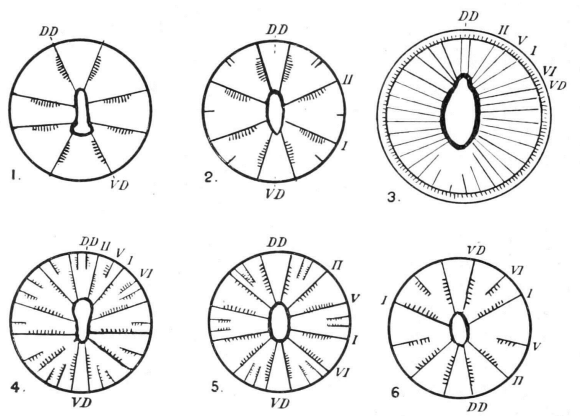


Рис. 163.— Схемы поперечных срезов 1-альционарии; 2 - Эдвардсии; 3- Цериантуса; 4 - зоантуса; 5 - фавии; 6 - Мадрепоры.

DD, дорсальные направляющие брыжейки; VD, вентральные направляющие; I-VI, протокнемы в порядке последовательности.

У *Cerianthidea* брыжейки очень многочисленны, и их количество увеличивается за счет добавления отдельных брыжеек попеременно справа и слева в вентральной межбрыжеечной камере на протяжении всей жизни особи. Эти брыжейки не имеют мышц-ретракторов.

У Actiniaria и Madreporaria, за исключением родов *Madrepora*, *Porites* и некоторых других, также очень много брызжеек. Обычно присутствуют две пары директив, но они могут отсутствовать у тех зооидов, которые образуются бесполом путем деления (см. стр. [388](#)). Метакнемые часто образуются регулярными циклами, и у многих родов их количество постоянно кратно шести (рис. 163, 5).

У *Madrepora* и *Porites*^[393] две пары директивных и две пары боковых протокнем являются полными; две другие пары протокнем, однако, неполные; и метакнемые не развиты (рис. 163, 6).

Устьяца обычно представляют собой уплощенную трубку, простирающуюся на некоторое расстояние в полость кишечника и обеспечивающую поддержку внутренним краям полных брызжеек; однако у многих Madreporaria они овальные или круглые по очертаниям. У большинства актиниарий имеются глубокие бороздки на дорсальной и вентральной сторонах устьяца, но у Zoanthidea бороздка имеется только на вентральной стороне, а у Cerianthidea - только на дорсальной. У мадрепорарий этих бороздок нет или они относительно незаметны.^[394] У Alcyonaria сифоноглиф демонстрирует очень выраженную дифференцировку эпителия (см. рис. 148, стр. [334](#)), а реснички, которые он несет, очень длинные и мощные. Не было показано, что бороздки в зоантариях демонстрируют аналогичные модификации структуры, и авторы, посвященные зоантариям, называют их бороздками. Между дорсальной и вентральной бороздами у актиниарии нет разницы в структуре и редко какой-либо разницы в размерах, и использование слова "борозда" для обозначения первой не заслуживает одобрения.

Брызжейки несут на своих свободных краях брызжеечные нити. Эти органы обычно более сложны по строению, чем соответствующие органы Alcyonaria, и спинная пара нитей не специализирована для дыхательных целей, как у этой группы.

У многих родов брызжеечные нити имеют длинные нитевидные отростки - "аконтии", вооруженные железистыми клетками и нематоцистами, которые могут высовываться из рта или проталкиваться через специальные отверстия ("синклиды") в стенке тела.

Гонады у зоантарий расположены по бокам брызжейки и обычно имеют форму длинных лопастных гребней, а не сферической формы, и расположены по краям брызжейки, как у альционарий.

Почти все зооиды и даже колонии зоантарий однополые, но некоторые виды, такие как *Manicina areolata* (Wilson), *Meandrina labyrinthica* (Duerden), *Cerianthus membranaceus* и другие, являются гермафродитами. Мистер Дж. С. Гардинер недавно привел основания полагать, что род *Flabellum* является протандровым.

Скелет.—Мягкие ткани зоантарийных зооидов могут поддерживаться или защищаться твердыми скелетными структурами различных видов. У Zoanthidea и Actiniaria есть много видов, которые вообще не имеют опоры для скелета и совершенно голые. Они, по-видимому, достаточно хорошо защищены от нападений плотоядных животных многочисленными нематоцистами эктодермы и, возможно, дополнительно неприятным привкусом своих тканей. Анемона, по-видимому, не употребляется в пищу обычно ни одной рыбой, но были

описаны случаи, когда *Peachia hastata* обнаруживалась в желудке трески, а *Edwardsia* - в желудке камбалы.^[395] На шотландском побережье анемоны иногда с успехом используются в качестве приманки для трески.^[396] Однако стенка тела *эдвардсии*, в определенной степени, защищена выделением слизистой оболочки, в которой находятся песчинки и грязь. Некоторые анемоны, такие как *Urticina*, *Персиковая* и другие, лежат наполовину зарытыми в песок, а другие образуют кутикулу, как у *эдвардсии*, к которой прикрепляются инородные тела.

Цериантус примечателен тем, что строит длинную трубку, состоящую из войлока из выделяющихся нематоцист, смешанных с грязью и слизью, в которую он прячется для защиты. У зоантидей стенка тела часто укреплена многочисленными и относительно крупными песчинками, которые проходят через эктодерму и оседают в толстой мезоглее.

В мадрепорарии образуется очень сложный скелет из карбоната извести. У одиночных форм он состоит из чашеобразного внешнего покрытия основания и столбика зооида, называемого "тека", ряда радиальных вертикальных стенок или "перегородок", выступающих в межбрыжеечные камеры, несущих с собой энтодермальную выстилку кишечнорастворимой полости, и в некоторых случаях столба, "колумеллы", или ряда столбиков меньшего размера, "пали", выступающих вверх от центра основания теки к устью. У колониальных форм тека отдельных зооидов непрерывна с общим колониальным скелетом, называемым "ценостеем". Она прочна в неперфорированных кораллах и поддерживает на поверхности только тонкую пластинку каналов и поверхностную эктодерму. Однако у перфорированных кораллов ценостеем обволакивает и окружает каналы во время своего формирования и, таким образом, остается перфорированным сетью мелких каналов. У колониальных мадрепорарий скелетные чашечки, которые поддерживают и защищают зооидов, называются "чашечками".

Скелет *Antipathidea* имеет иную природу. Он состоит из рогового вещества, родственного кератину. Когда он старый и толстый, он обычно имеет отполированный черный вид, и его обычно называют "черным кораллом". Поверхность этого вида кораллов украшена колючими выступами, но она никогда не бывает перфорирована чашечками или системами каналов. Он образует твердую ось для ветвей кораллов, и все мягкие части зооидов и ценозарк расположены поверхностно по отношению к нему.

Ранее считалось, что этот тип кораллов, который не имеет следов формы живых организмов, которые его производят, отличается по характеру от известкового скелета, который имеет чашечки, перегородки, поры и другие признаки живого организма, и его называли "склеробазой", чтобы отличать его от "склеродермы" мадрепорарий.

Теперь известно, что и склеробазальный скелет, и склеродермический скелет являются продуктами эктодермы, и, следовательно, эти выражения больше не используются.

Бесполое размножение у зоантарий может осуществляться путем непрерывного или прерывистого деления или геммации.

У *Edwardsiidea*, *Actiniaria* и *Cerianthidea*, то есть у животных, широко известных как морские анемоны, бесполое размножение обычно не происходит, но, тем не менее, в настоящее время известно немало его примеров у отдельных родов. Например, у *Actinoloba* (*Metridium*)

Паркер описал случай полного продольного деления, а Дюрден утверждает, что это происходит у вест-индийских анемонов *Actinotryx* и *Ricordea*. Еще более замечательная форма бесполого размножения, известная как поперечное деление, была описана у рода *Gonactinia*.^[397] В этом случае тело анемона сужается в середине, под сужением образуется кольцо из щупалец, и происходит деление. Верхняя половина отплывает вместе с первоначальными щупальцами и устьем и прикрепляется основанием в другом месте; нижняя половина остается позади и развивает новое устье, брызгальные нити и половые органы. У некоторых актинидий встречается другая форма бесполого размножения, известная как "Разрыв педали". Например, у обыкновенной британской *актинолобы*, которую так часто содержат в аквариумах, педальный диск иногда распространяется по стеклу или камню, на котором покоится животное, в виде тонкой мембраны неправильной круглой формы, почти вдвое превышающей диаметр столбика. Когда анемон скользит по поверхности, пленка остается позади и распадается на несколько полусферических капелек, из которых через несколько дней развиваются щупальца, рот, брызгальки и другие органы полноценного и независимого анемона. Аналогичный метод размножения наблюдался у нескольких видов *сагартии*. Истинный процесс прерывистого геммирования также наблюдался у *Gonactinia*, у *Corynactis* и у *Actinoloba*.

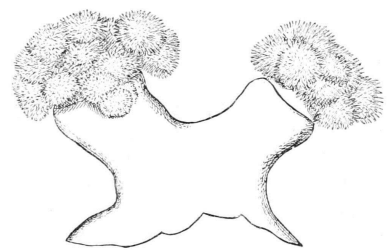


Рис. 164.— Продольное деление *актинолобы*. (После Агассиса и Паркера.)

У *Madreporaria*, *Zoanthidea* и *Antipathidea* обычным методом размножения для формирования колоний является непрерывная геммация. Новые зоиды, которые добавляются к колонии по мере ее роста, возникают в виде почек либо из поверхностных каналов ценохимы, либо из основания или стенки тела старых зоидов. В этих случаях молодые зоиды приобретают то же количество брызгеек и те же признаки стомодия, что и у первоначального родителя. Некоторые дополнительные подробности бесполого размножения у *Madreporaria* приведены на стр. [387](#).

В настоящее время наблюдается **половое размножение** очень многих видов зоантарий. Яйцеклетки, как правило, созревают партиями, и оплодотворение производится до их выхода из организма. В некоторых случаях половое созревание носит сезонный характер. В умеренном климате генеративные органы созревают весной и летними месяцами и остаются маленькими и относительно незаметными в более холодную погоду; но британские морские анемоны, если их содержать в аквариуме и регулярно подкармливать, будут размножаться почти круглый год. Тропические кораллы, обитающие в более теплой воде с более нормальной температурой, демонстрируют значительное разнообразие в способах размножения. Таким образом, Дюрден обнаружил, что колонии *Favia*, *Manicina*, *Siderastraea* и *Porites* плодовые почти всегда, тогда как колонии *Madrepore*, *Orbicella* и *Cladocora* плодовые редко. Почти во всех случаях происходит оплодотворение, и сегментация яйцеклетки происходит внутри тела родителя, молодой зоантариец начинает свою независимую жизнь в виде овальной или грушевидной реснитчатой личинки.

Среди актиниарий очень много случаев, когда эмбрионы сохраняются внутри кишечника или в специальных выводковых сумках родительницы (стр. [379](#)), пока не будет достигнута стадия с двенадцатью или более щупальцами.

Личинка овальной или грушевидной формы плавает в течение нескольких дней или часов, а затем устраивается на своем аборальном конце. При плавании аборальный конец всегда повернут вперед. У личинок *Lebrunia coralligens* и *Rhodactis sancti-thomae* на аборальной конечности наблюдался отчетливый орган чувств, и аналогичный, но менее отчетливый орган у личинки *Actinia equina*. Эти органы представляют значительный интерес, поскольку они, вероятно, являются единственными специализированными органами чувств, которые, как известно, встречаются у зоантарий.

Личинки Zoantharia, как правило, очень мало отличаются от описанного типа и живут недолго, если им не удастся найти подходящее место для фиксации. Цвет обычно белый и непрозрачный, но у некоторых видов зооксантеллы могут окрашивать энтодерму в желтый цвет (см. стр. [86](#), [125](#)).

Личинки Cerianthidea, однако, замечательны и исключительны. После того, как личинка этих животных проходит стадию гастролы, образуется определенное количество брыжеек и щупалец, и она поднимается в воду, чтобы вести пелагическую жизнь определенной продолжительности. Эта личинка известна как *арахнактиси* нередко встречается в планктоне.

Характер **пищи** зоантарий варьируется в зависимости от размера зооидов, наличия зооксантелл в энтодерме и местных условий; но в целом можно сказать, что она состоит в основном из мелких живых существ.

Морские анемоны, содержащиеся в аквариуме, с готовностью хватают и пожирают предлагаемые им кусочки сырой говядины или кусочки мидий; но можно также наблюдать, как они убивают и проглатывают мелких ракообразных, обитающих в воде. Когда живое животное относительно небольшого размера оказывается в пределах досягаемости щупалец, кажется, что оно внезапно парализовано действием нематоцист и крепко удерживается. Щупальца, соприкасающиеся с ним, и другие по соседству, но в меньшей степени, затем сгибаются внутрь, поднося добычу ко рту. Прохождение пищи через устьичную оболочку осуществляется частично цилиарным, а частично мышечным действием, и затем пища доставляется в область брыжеечных волокон, где она быстро расщепляется выделяемыми ими пищеварительными жидкостями. Любые неприятные или непереваренные части пищи выбрасываются через рот.

Очень мало известно о питании мадрепорариевых кораллов. Многие исследователи заметили, что зооиды сохранившихся образцов очень редко содержат какие-либо фрагменты тел животных или растений, которые могли бы быть расценены как признаки употребления пищи. Возможно, что многие кораллы получают часть, возможно, в некоторых случаях значительную, своего питания от симбиотических зооксантелл (стр. [86](#), [125](#)), которые процветают в энтодерме; но маловероятно, что в любом случае это является единственным источником питания. Отсутствие пищевого материала в полостях зооидов, возможно, объясняется тем фактом, что почти все кораллы полностью разрослись и, следовательно, способны ловить пищу только ночью. Кораллы обычно собирают в дневное время, а следовательно, в период покоя органов пищеварения.

Это правда, что почти у всех кораллов зооксантеллы присутствуют в их энтодерме, но есть некоторые виды, у которых они почти или полностью отсутствуют, такие как *Astrangia solitaria* и *Phyllangia americana* на рифах Вест-Индии,^[398] и Pocilloporidae. Отсутствие каких-либо признаков дегенерации в щупальцах или органах пищеварения у кораллов с зооксантеллами по сравнению с кораллами без них предполагает, во всяком случае, что зооксантеллы не обеспечивают такую большую долю пищи, необходимой для поддержания жизни колоний, чтобы оправдывать ослабление усилий по добыванию пищи другими способами. Мистер Дюрден обнаружил, что, когда живых кольчатых червей помещают на щупальца живых *Siderastraea*— рода с зооксантеллами, щупальца сразу же смыкаются вокруг них и препятствуют их побегу. Таким образом, общий вывод, по-видимому, состоит в том, что мадрепорариевые кораллы питаются мелкими животными почти так же, как морские анемоны, независимо от того, есть у них зооксантеллы или нет, но что в целом они питаются только ночью.

Возраст.— Известно, что морские анемоны, содержащиеся в аквариуме и регулярно подкармливаемые, могут прожить значительное количество лет, не проявляя признаков слабости или ухудшения здоровья. Дэлиелл держал в аквариуме экземпляр *Actinia mesembryanthemum*, который прожил шестьдесят шесть лет, а затем умер естественной смертью; известно, что экземплярам *Сагартии*, все еще живущим, около пятидесяти лет.^[399] Неестественные условия жизни в аквариуме, возможно, способствовали долголетию этих экземпляров, и было бы неразумно на основании этих записей делать вывод, что средняя продолжительность жизни взрослой анемоны на камнях составляет более тридцати-тридцати пяти лет, а возможно, и намного меньше.

Что касается мадрепорарных кораллов, мы мало что знаем об их продолжительности жизни. Изучения любого живого кораллового рифа достаточно, чтобы убедить наблюдателя в том, что способность колониальных форм к бесполому размножению не безгранична; что колонии, как и отдельные особи, имеют определенную продолжительность жизни и что они стареют, дряхлеют, а затем умирают естественной смертью, если в молодости их пощадил от несчастных случаев и болезней. Мистер Гардинер подсчитал, что продолжительность жизни у одиночных кораллов, таких как *Flabellum*, составляет около двадцати четырех лет, у колониальных форм, таких как *Goniastrea*, *Prionastrea*, *Orbicella* и *Pocillopora*, от двадцати двух до двадцати восьми лет.

Отряд I. Edwardsiidea.

Этот отряд насчитывает всего несколько родов и видов небольшого размера, обитающих на мелководье в различных частях света. По внешним признакам они очень напоминают несколько родов Actiniaria, особенно те, которые принадлежат к семейству Halcampidae. Отличительный признак отряда заключается в системе брыжеек. У всех видов только восемь брыжеек являются полноценными, а именно, две первые пары протокнемий и две пары направляющих (рис. 163, 2), и они обычно поддерживают такие большие и мощные мышечные пучки, что кажутся единственными присутствующими брыжейками. Однако тщательное изучение поперечных срезов выявляет тот факт, что присутствуют и другие брыжейки. Пятая и шестая пары протокнемес, по-видимому, представлены неизменно, и у некоторых видов также можно проследить две или три пары метакнемес.

Количество щупалец различно. У *Edwardsia beauteempsii*, например, их может быть 14-16, расположенных в один ряд вокруг ротового диска. У *E. timida* они варьируют от 20 до 24. Нормальным числом, по-видимому, является восемь щупалец первого цикла, соответствующих восьми первичным межбрыжеечным камерам, плюс 6 или 12 щупалец, соответствующих камерам, ограниченными более рудиментарными брыжейками, — всего получается 14 или 20 щупалец; но при подавлении двух первичных дорсо-латеральных щупалец или при добавлении щупалец другого цикла фактическое количество, как оказывается, значительно различается. Edwardsiidea не прикреплены ко дну, но обычно находятся глубоко зарытыми в песок, аборальная оконечность заострена и используется для рытья нор. Общая окраска тела желтая или желтовато-коричневая, но она частично скрыта короткой оболочкой из грязи или песка и слизистых выделений. Коронка рта часто имеет красивую окраску. Де Катрефаж рассказывает, что у *Edwardsia beauteempsii* ротовой конус золотисто-желтый, а щупальца, прозрачные на большей части своего протяжения, заканчиваются непрозрачными точками красивого желтовато-красного цвета.

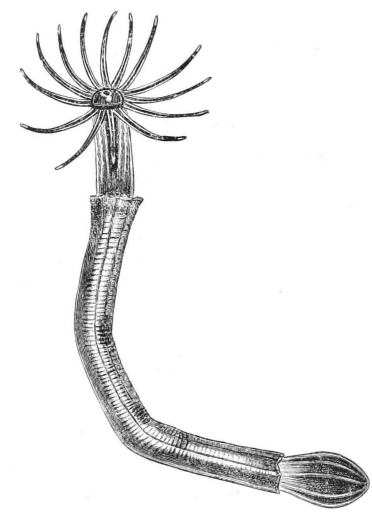


Рис. 165.—*Edwardsia beautempsii*. Нац. размер. (После де Катрефажа.)

Семейство. 1. Edwardsiidae.—Несколько видов этого семейства были обнаружены на территории Великобритании. Они очень локальны по своему распространению, но иногда встречаются в большом количестве.

Edwardsia beautempsii встречается на мелководье у берегов Ла-Манша и была найдена в заливе Бантри; также в канале были обнаружены *E. carnea* и *E. timida*. *E. tecta* - недавно описанный вид с побережья Южной Ирландии, а *E. allmani* и *E. goodsiri* встречаются в водах Шотландии.

Семейство 2. Protantheidae. Это семейство, образованное для получения трех замечательных родов, в настоящее время обычно включается в отряд Edwardsiidea на том основании, что полных брыжеек не более восьми.

Род *Gonactinia* отличается исключительным характером наличия толстого слоя мышц в стенке тела (ср. Cerianthidea, стр. 409), а также примечателен частотой, с которой он размножается бесполом путем продольного и, реже, поперечного деления. Он был найден в Норвегии, Средиземноморье и на рифах Новой Каледонии. Другими родами семейства являются *Oractis* из Калифорнии и *Protanthea* с побережья Швеции.

Порядок II. Актиниарии.

В этот отряд входят почти все животные, известные в народе как морские анемоны. Обычно они обитают на мелководье, прикрепленные широким прикорневым диском к раковинам, камням или водорослям. Однако у Halcampidae аборальная оконечность заканчивается тупым концом, как у Cerianthidea и Edwardsiidea, и животные живут, наполовину зарывшись в песок или грязь. Миньяидиды южных океанов ведут пелагический образ жизни, плавая у поверхности моря с обращенным вниз ртом. Они поддерживаются в воде пузырем, образованным в результате выворачивания диска педали и заполненным газом.

Многие морские анемоны находятся в симбиотической ассоциации с другими животными. Распространенная *адамсия* у берегов Великобритании встречается на раковинах моллюсков, содержащих раков-отшельников. Краб, вероятно, защищен от нападений некоторых своих

врагов присутствием анемона, который, в свою очередь, обладает преимуществом сохранения некоторых фрагментов пищи, захваченной и разорванной крабом на куски. Таким образом, ассоциация, по-видимому, является взаимовыгодной для товарищей по столу. Примечательным фактом является то, что в этих ассоциациях виды морских анемонов, связанные с конкретным крабом-отшельником, почти всегда постоянны. Таким образом, в Ла-Манше, *Adamsia palliata* почти неизменно обнаруживается связанной с *Eupagurus prideauxii*, а *Adamsia rondeletii* с *Eupagurus bernhardus*. Но, пожалуй, наиболее примечательную ассоциацию такого рода можно наблюдать в случае с маленьким береговым крабом Индийского океана, *Melia tessellata*, который неизменно держит в каждой из своих больших клешней по маленькой морской анемоне. Мебиус, который первоначально описал этот случай, рассказывает, что, когда у краба отнимают анемон, он, по-видимому, сильно возбужден и рыщет по песку в попытке найти его снова, и даже собирает кусочки, если анемон разрезать, и складывает их в свою клешню.^[400]

Другой очень интересной ассоциацией является ассоциация определенных рыб и ракообразных с крупными морскими анемонами тропического побережья Австралии.^[401] Таким образом, *Stoichactis kenti* почти неизменно содержит два или более экземпляра перкоидной рыбы *Amphiprion percula*. Эта рыба примечательна своим ярким окрасом, три жемчужно-белые поперечные полосы прерывают рельеф ярко-оранжево-киноварного цвета, а концы поперечных полос, а также плавники окаймлены черным. У другого вида встречаются креветки похожей яркой окраски. Эти спутники гигантских анемонов плавают среди щупалец невредимыми, а когда их потревожат, ищут убежища во рту. Было высказано предположение, что эти яркие и привлекательные животные служат приманкой для других животных, которых заманивают на расстояние удара жалящими нитями анемона, но как комменсалы избегают участи животных, которых они привлекают, еще предстоит объяснить.

У значительного числа морских анемонов, таких как *актинолоба маргинальная* и *A. dianthus*, у некоторых видов *сагартия*, *актиния кари*, *Анемония бороздчатая* и *Calliactis parasitica*, оплодотворение яиц и их последующее развитие происходят в морской воде.^[402] У очень многих других, таких как *бунодес* (несколько видов), у *Cereactis aurantiaca*, *Sagartia troglodytes*, *Bunodactis gemmacea* и др. эмбрионы выбрасываются в воду из полости тела родительницы на стадии с шестью или двенадцатью щупальцами. Однако у арктических видов родов *Urticina* и *Actinostola* эмбрионы удерживаются в теле родительницы до тех пор, пока не разовьется несколько циклов развития щупалец, а у *Urticina crassicornis* были обнаружены детеныши с полным количеством уже сформированных щупалец. У *Epiactis prolifera* из Пьюджет-Саунда молодые анемоны прикрепляются к стенке тела родительницы после выхода из организма, а у *Epiactis marsupialis*, *Pseudophellia arctica*, *Epigonactis fecunda* и других видов из холодных вод детеныши находятся в многочисленных выводковых мешочках, открывающихся рядами на стенке тела. Доподлинно неизвестно, как эти эмбрионы попадают в выводковые мешки, но возможно, что каждый мешок формируется независимо для молодого эмбриона, который прижился снаружи к стенке тела родительского. Наиболее специализированный пример такого рода родительской заботы у морских анемонов можно увидеть у *сумчатой вальдивии* из Кергелена, в которой всего шесть выводковых мешочков, но в каждом содержится очень много (50-100) эмбрионов.

Чудесные цвета наших британских морских анемонов знакомы большинству людей, побывавших на берегу моря. Например, обыкновенная *Actinia mesembryanthemum* из скальных бассейнов имеет пурпурно-красный цвет. Основание обычно зеленое с лазурной

линией. По краю диска расположено около двадцати пяти бирюзово-голубых бугорков. На каждой стороне рта по маленькому фиолетовому пятну, а многочисленные щупальца, образующие кольцо вокруг рта, бледно-розового цвета. Нет ничего прекраснее, чем белоснежный *актинолоб диантус* или пестролистный *Urticina crassicornis*.

Подобное удивительное разнообразие и красота окраски наблюдаются у морских анемонов в других частях света. Так, Сэвилл Кент^[403] в описании вида гигантских *стойхактисов* Австралийского барьерного рифа говорит: "сфероидальные бусинообразные щупальца встречаются в виде неравномерно смешанных пятен серого, белого, сиреневого и изумрудно-зеленого цветов, диск окрашен в оттенки серого, в то время как ротовое отверстие окаймлено ярко-желтым".

Отряд Actiniaria включает большое количество семейств, представляющих большое разнообразие внешней формы и деталей общей анатомии. Определения семейств и их расположение в более крупных группах представляли много трудностей и привели к значительным расхождениям во мнениях; и даже сейчас, хотя наши анатомические знания значительно расширились, классификацию нельзя считать опирающейся на очень прочную основу. Семейства могут быть сгруппированы в два подотряда:—

Подотряд 1. Актиниины.—Щупальца простые и похожие, и есть по одному щупальцу, соответствующему каждой межбрыжеечной камере (эндокоэлю).

Подотряд 2. Стиходактилины.—Щупальца простые и похожие, или снабжены сосцевидными или разветвленными перистальтиками. Одно или несколько щупалец могут соответствовать эндоцелю, и в одном роде может быть два вида щупалец (краевые и добавочные).

Подотряд 1. Актиниины.

Семья. 1. Halcampidae.—Очевидно, что это семейство наиболее тесно связано с Edwardsiidea. Однако существует двенадцать полных брыжеек первого цикла и второй цикл из более или менее неполных брыжеек. Щупалец обычно двенадцать, но может быть двадцать или двадцать четыре. Диска педали нет, но основание вздутое и закругленное или заостренное на конце.

Род *Halcampa* включает значительное количество мелких видов, обитающих на мелководье северного полушария с умеренным климатом и островов Кергелен на юге. Были описаны три британских вида, из которых *распространен только* *Halcampa chrysanthellum*. Личинка с восемью щупальцами и восемью брыжейками была найдена живущей на Медузе *Thaumantias*.

Peachia - род анемонов гораздо более крупных размеров (10-25 см). Он примечателен очень большим сифоноглифом на брюшной стороне устья, переходящим в сосцевидную губу, выступающую изо рта, называемую "раковиной". Роды *Scytophorus* из 150 морских саженей от Кергелена и *Gyractis* с Цейлона, хотя и демонстрируют некоторые замечательные особенности своей брыжеечной системы, по-видимому, тесно связаны с этим семейством.

Ильянтус митчелли - крупная анемона с пузырьковидным основанием, сорока восемь щупальцами и брыжейками, встречается в Ла-Манше, но встречается не очень часто. Обычно его выделяют в отдельное семейство, но по своим характеристикам он во многих отношениях промежуточен между Halcampidae и Actiniidae.

Семья. 2. Actiniidae.—В это семейство входят одни из самых распространенных британских морских анемонов. Имеется большой плоский диск педали, с помощью которого корпус крепится к камням. Стенки корпуса обычно гладкие, без отверстий в опорах. Край диска обычно снабжен окрашенными краевыми бугорками. Аконций нет.

Actinia.— Этот род содержит широко распространенный и очень изменчивый вид *Actinia mesembryanthemum*, один из самых распространенных морских анемонов, обитающих в скальных бассейнах на британском побережье. Окраска этого вида часто очень красива (см. стр. [379](#)), но изменчива.

Anemonia - род с удивительно длинными щупальцами, которые не полностью втягиваются. *A. sulcata* (иногда называемая *Anthea cereus*) очень распространена в скальных бассейнах наших южных побережий.

Bolocera tuediae является, наряду с *Actinoloba dianthus*, самым крупным из британских анемонов. Он почти того же цвета, что и обычные разновидности *Actinia mesembryanthemum*, но стенка тела усеяна мелкими округлыми бородавками. Встречается между отметками прилива в районе моря Клайд, но обычно встречается на больших глубинах.

Семейство 3. Sagartiidae.—Это семейство включает несколько родов с сократительным pedalным диском, стенка которого обычно перфорирована синклид и снабжена аконтиями.

Роды могут быть объединены в несколько подсемейств, отличающихся хорошо выраженными признаками. Среди хорошо известных морских анемонов, входящих в это семейство, можно упомянуть:-

Sagartia troglodytes, очень распространенный британский вид, обитающий во впадинах в скалах. Обычно она оливково-зеленого или оливково-коричневого цвета, а верхняя треть или две трети стенки тела усеяны многочисленными бледными присосками. *Adamsia palliata* имеет белую стенку тела, испещренную ярко-красными пятнами, и ассоциируется с крабом-отшельником *Eupagurus prideauxii*.

Актинолоба (часто называемая *метридиум*) *диантус* считается самым красивым из всех британских морских анемонов. У него лопастной диск, усеянный многочисленными маленькими щупальцами, и равномерно окрашенный, кремово-белый, желтый, бледно-розовый или оливково-коричневый. Он хорошо живет в неволе и иногда достигает длины 6 дюймов при диаметре 3 дюйма (рис. 164).

Aiptasia couchii - анемон в форме трубы, встречается под камнями при низком уровне воды в Корнуолле и на Нормандских островах с относительно небольшой силой втягивания.

Gephyra dohrnii - интересный вид с двенадцатью щупальцами, которые, как предполагалось в свое время, образуют связующее звено между Actiniaria и Antipathidea. Его находят прикрепленным к стеблям и ветвям различных Hydrozoa и Alcyonaria, иногда в таком количестве и так близко посаженным, что создается впечатление, что он образовал субстанцию своей опоры. Хэддон^[404] описал образцы, найденные на стеблях *Tubularia* с глубоководья у южного и юго-западного побережий Ирландии. Он также встречается в Средиземном море и Бискайском заливе.

Семейство. 4. Aliciidae.—Представители этого семейства имеют большое плоское сократительное основание и простые щупальца. Стенка тела снабжена многочисленными простыми или сложными выростами или пузырьками, обычно расположенными вертикальными рядами. *Алисия мирабилис* - редкая анемона с Мадейры с очень широким основанием, способная довольно активно менять свое положение, становится свободной и парить вверх ногами на поверхности моря. Другими родами семейства являются *Bunodeopsis* и *Cystiactis*. Род *Thaumactis*, описанный Фаулером^[405] из рифов Папéте, имеет много особенностей, но, вероятно, способен быстро ползать и плавать на поверхности, как и другие представители семейства. К этому семейству можно отнести замечательную анемону *Лебрунию* из Вест-Индии.

Семейство 5. Филлактиды.—Они отличаются наличием широкого воротничка из листовидных или пальчатых отростков за пределами круга щупалец. Отростки имеют некоторое сходство с листовидными щупальцами Stichodactylinae. Они встречаются в Средиземном, Красном морях и на берегах Атлантического океана, но на территории Великобритании пока не обнаружены.

Семейство 6. Bunodidae.Для этого семейства характерны выступающие бородавки и бугорки на стенке тела. Здесь обитает несколько британских видов, из которых *довольно часто встречается Bunodes gemmacea*, встречающаяся между отметками прилива на наших южных берегах. Очень распространенный британский вид *Urticina (Tealia) crassicornis* обычно относят к этому семейству, но он демонстрирует некоторые особенности, которые, по-видимому, оправдывают его перенос в другой отдел Actiniaria. Он встречается в приливных бассейнах, прикрепленных к скалам, но обычно частично скрыт налипшим песком или мелкими камнями.

Семья. 7. Minyadidae.—В это семейство входит несколько плавающих анемонов. Базальный диск загнут, образуя газовый пузырь, выстланный кутикулярным секретом. Виды в основном обитают в морях южного полушария.

Подотряд 2. Стиходактилины.

Семейство 1. Corallimorphidae.—В этом семействе краевой цикл щупалец и вспомогательные щупальца принадлежат к одному виду. Вспомогательные щупальца расположены радиальными рядами. Все щупальца узловатые на концах. Мускулатура слабая. *Carnea sanguinea*, *Corynactis viridis* и *Aureliania heterocera* принадлежат к фауне Великобритании. Все это маленькие анемоны изысканной окраски, но встречаются не очень часто. Род *Corallimorphus* в основном встречается в южном полушарии.

Семья. 2. Дискосоматиды.—Все щупальца одного вида и очень многочисленны. Брыжейки также очень многочисленны. Мышца сфинктера сильная.

Это семейство включает в себя довольно разнородный набор форм и, вероятно, потребует некоторой перегруппировки по мере расширения наших знаний. Почти все эти виды обитают на мелководье тропиков, и среди них можно встретить одни из самых крупных анемонов мира. *Стойчактис кенти* из Барьерного рифа имеет диаметр диска от одного до четырех футов. В Вест-Индии эти анемоны не достигают таких больших размеров, но *ветреница гомостихантус* с Ямайки иногда достигает 8 дюймов в диаметре.

Семейство 3. Rhodactidae.—У представителей этого семейства стенки тела гладкие, а ротовой диск значительно расширен. Щупальца бывают двух видов. По краю имеется единственный цикл мельчайших щупалец, в то время как на диске имеются многочисленные бугорчатые или лопастные щупальца. Многие виды этого семейства довольно маленькие, но *Actinotryx mussoides* с острова Четверг имеет ротовой диск диаметром 8 дюймов. Эти роды и виды широко распространены в теплых, мелководных водах мира.

Семейство 4. Thalassianthidae.—Щупальца простые или разветвленные (рис. 166), а в некоторых случаях очень длинные (*Actinodendron arboreum*). Многие экземпляры *A. plumosum* и *Megalactis griffithsi* очень большого размера, от 8 до 12 дюймов в диаметре. О первом из этих двух видов Сэвилл Кент замечает: "Окраске не хватает яркости, в основном она представлена различными оттенками светло-коричневого и белого, которые, вероятно, способствуют ее преимуществу, ассимилируя ее с оттенком песчаного дна. Полностью вытянутые сложные щупальца поднимаются на высоту 8 или 10 дюймов и имеют замечательное сходство с некоторыми изящно ветвящимися светло-коричневыми морскими водорослями, которые в изобилии растут в его окрестностях". Тот же автор обращает внимание на их жгучесть, которая "почти такая же сильная, как у обычной жгучей крапивы".

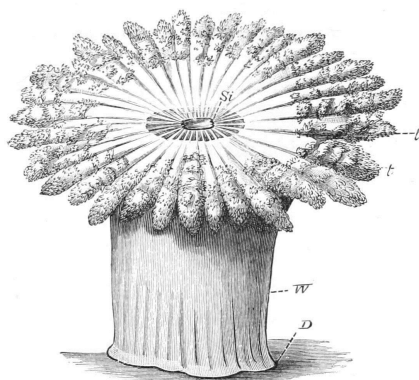


Рис. 166.—*Актинодendрон плюмозный*. D, прикрепляющийся диск; Si, сифонogliф; t, t, доли краевого диска, несущие щупальца; W, стенка тела. Высота колонны 200 мм. (После Хэддона.)

Порядок III. Мадрепарии.

Мадрепарии образуют гетерогенную группу зоантарий, характеризующуюся единственной общей чертой - образованием обширной скелетной основы из карбоната извести. В очень многих случаях скелет имеет чашечки или "чашечки", в которые зоиды

могут быть полностью или частично втянуты, и эти чашечки обычно имеют ряд радиально расположенных вертикальных пластинок, "перегородок", соответствующих межбрыжеечным пространствам зооидов. Чашечки и структуры, имитирующие перегородки, также встречаются у *Helipora*, которая является альционарием, и у некоторых ископаемых кораллов, которые, вероятно, не являются зоантариями. Анатомия зооидов очень многих мадрепорарий в настоящее время известна, и, хотя еще предстоит проделать большую работу, можно сказать, что мадрепорарии проявляют близкое сходство по строению с актиниариями. Основные моменты анатомии зооидов описаны в различных подразделениях, но в этом разделе необходимо сказать несколько слов, чтобы объяснить основные особенности скелета.

Нет более сложной задачи, чем попытка объяснить на основе какой-либо одной простой схемы различные особенности мадрепорарного скелета.^[406] Авторитетные представители группы не пришли к согласию относительно употребления используемых терминов, равно как и существующие теории эволюции скелета не согласуются друг с другом. Необходимо, однако, объяснить смысл, в котором используются определенные термины в следующей систематической части, и при этом указать возможную линию эволюции более сложных составных скелетов из простых.

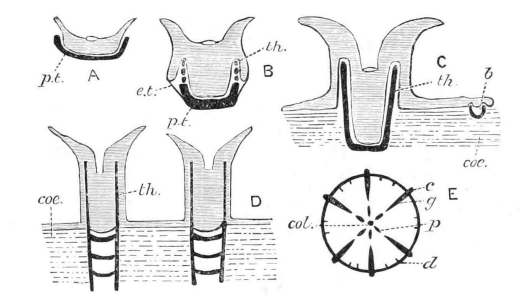


Рис. 167.- Серия диаграмм, иллюстрирующих структуру мадрепорарного скелета. **A**, молодая стадия одиночного коралла с простой протек (n.m.). **B**, одиночный коралл, с текой (th), эпитекой (e.t.) и прототекой (n.m.). **C**, молодая стадия колониального коралла, на которой видны ценостеум (coe) и тека (th), а также формирование теки почки (b). **D**, два зооида более продвинутой стадии колониального коралла. **E**, поперечный разрез чашечки. *ce*, Ценостеум; *th*, тека. Черные горизонтальные перегородки - это таблицы. **E**, поперечный разрез чашечки. *c*, Коста; *крышка*, колумелла; *d*, рассечение; *g*, перегородка; *p*, pali.

Не может быть никакого сомнения в том, что весь скелет этих животных образован эктодермой и находится вне их тела. Если бы мы могли избавиться от влияния традиции на использование нами популярных выражений, мы бы назвали этот скелет скорлупой. Более того, не может быть никаких сомнений в том, что этот скелет образован одним слоем специализированных клеток эктодермы, называемых "каликобластами".

Каликобласты образуют, в первую очередь, скелетную пластинку на аборальном конце кораллового зародыша, которая загибается по краям, образуя неглубокое блюдце или чашечку. Эта чаша называется "прототека".^[407] На этой стадии стенка тела живого зооида может выходить за край прототеки, а может и не выходить. В первом случае рост края прототеки вызывается каликобластами внутреннего и наружного слоев эпибластов, и тогда чашечка называется "тека". В последнем случае рост края прототеки продолжается каликобластами только одного слоя эпибластов, и он называется "эпитека" (*Flabellum*). При продолжающемся росте теки разлившиеся ткани — "эписарка" — отступают от основания, и

при этом эктодерма края и, в некоторой степени, внешняя сторона эписарки выделяют слой эпителия, который становится более или менее адгезивным к теке. Таким образом, чашечка может иметь двойную стенку, теку и эпитеку (*кариофиллия*).

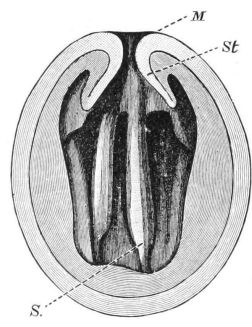


Рис. 168.— Схема вертикального разреза молодой *кариофиллии*, показывающая перегородки (S), покрытые энтодермой, выступающие в кишечную полость. M, рот; St, устье. (After G. von Koch.)

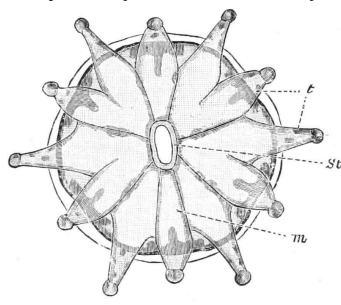


Рис. 169.— Молодая *кариофиллия*, если смотреть сверху, видны щупальца (t) и устья (St). Буква m указывает на пространство между парой брызгеек, а более темное затенение в этом месте показывает перегородку, выступающую радиально из стенки теки. (After G. von Koch.)

По мере роста теки и эпитеки определенное количество радиально расположенных пластинок извести поднимается от стенок и растет центростремительно. Это "перегородки". Дополнительные выступы на внутренней стенке чаши между перегородками называются "расцепиментами". В соответствии с перегородками может быть круг колонн или полос, поднимающихся от базальных частей прототеки — "пали"; а из фактического центра — единственная колонна, называемая "колумелла". Продольные выступы на внешней стороне теки, соответствующие по положению внутренним перегородкам, называются "ребрами" (рис. 167, E, c).

Мы можем предположить, что у примитивных форм, давших начало колониям, эписарка первичного зооида распространилась на вещество, к которому он был прикреплен, и дала начало последовательным слоям эпитекального скелета, который можно назвать "ценостеумом". Эктодерма у основания первоначальной прототеки у некоторых кораллов периодически отделяется от скелета и образует еще одну чашечку или известковую платформу на небольшом расстоянии от него — "табулу". Новые зооиды развиваются на некотором расстоянии от первичных в процессе геммации в эписарке, и в ней формируются независимые теки, перегородки и т.д.; скелет нового зооида, возникшего таким образом, соединяется с скелетом первичного зооида ценостеумом.

Существует множество модификаций этого простого описания формирования скелета, которые необходимо рассмотреть, прежде чем можно будет получить полное представление

о структуре кораллов, но было сказано достаточно, чтобы объяснить использование терминов, которые необходимо использовать при описании семейств. Когда необходимо говорить о чашечке, в которой находится зооид, не высказывая мнения относительно гомологии ее стенок, ее называют чашечкой.

У мадрепорарий наблюдается множество форм бесполого размножения. Из них наиболее частой является геммация. Почки образуются либо на эписарке, либо на каналах, проходящих между зооидами на поверхности цененхимы. Когда молодые зооиды, образовавшиеся в результате геммации, достигают зрелости, они обладают теми же признаками, что и их родители. Деление происходит при образовании очень многих колоний *Madreporaria*. Это иногда встречается у таких родов, как *Madrepora* и *Porites*, где преобладает размножение путем геммации, но говорят, что геммация никогда не происходит у таких форм, как *Astraeidae* *Fissiparantes*, где деление является правилом. При делении зооид делится в вертикальной плоскости, проходящей через устье и разделяющей зооид на две равные части. В некоторых случаях эти две части разделяются в ходе дальнейшего роста коралла. В других случаях, однако, дальнейшие деления устьиц происходят до отделения зооидов, и затем образуются удлиненные змеевидные полипы (как у *меандрины* и т.д.), которые состоят из ряда несовершенно разделенных зооидов, каждая из которых имеет отдельный рот и устье, но с непрерывными кишечнополостными полостями. Необходимо отличать друг от друга два вида деления. У *Madrepora* и *Porites* плоскость деления проходит дорсо-вентрально через зооиды, то есть между дорсальной и вентральной парами направляющих брыжеек. В этих случаях зооиды, образующиеся в результате деления, подобны родительской форме. Однако у большинства мадрепорарий плоскость деления, по-видимому, находится более или менее под прямым углом к этой плоскости, и полученные зооиды отличаются от исходной родительской формы либо отсутствием направляющих брыжеек вообще, либо только одной парой из них.

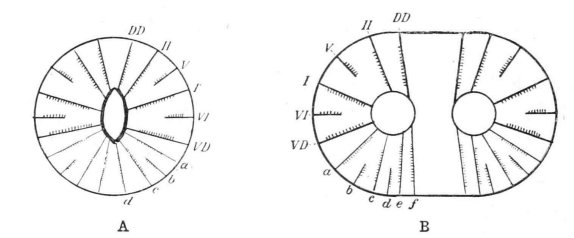


Рис. 170.— Схематические поперечные сечения *поритов* для иллюстрации процесса деления. **А**, перед делением; **В**, деление почти завершено. У **А** четыре двусторонние пары (*a*, *b*, *c*, *d*) брыжеек появились в энтоцеле вентральных направляющих (*VD*). Их количество увеличивается до шести пар, а затем начинается деление, как показано на **В**, плоскость деления проходит через энтоцеле последней пары вторичных брыжеек (*f*) и спинные направляющие (*DD*). *I*, *II*, *V*, *VI*, протокнемы в порядке их развития. (Вслед за Дюрденем.)

В разделе *Fungasea* представлены некоторые исключительные и примечательные формы бесполого размножения. Зародыш *грибка* дает начало коническому неподвижному кораллу, называемому "трофозоид". Верхняя часть чашечки этого трофозоида расширяется и приобретает дисковидную форму. Это называется "антоциатус", и после достижения определенного размера он отделяется от остальной трофозоида как взрослая *грибница*. Несколько антоциатов могут образовываться последовательно из одного трофозоида. Это можно описать как процесс последовательного поперечного деления. У *Diaseris* диск делится на четыре сектора, и каждый сектор, по-видимому, способен приобретать форму и размер неделимого родительского диска.

Без сомнения, у всех *Madreporaria* происходит процесс полового размножения. У некоторых родов половое размножение, по-видимому, происходит почти непрерывно в течение всего года; у других половые органы формируются только в периоды, разделенные значительными интервалами бесплодия. Согласно исследованиям Дюрдена, мадрепорарии обычно являются живородящими, ранние стадии развития проходят в теле родительницы, и молодой коралл выпускается в воду в виде свободно плавающей реснитчатой личинки. Личинки имеют сфероидальную, овальную или грушевидную форму, но сильно меняют свою форму и иногда превращаются в удлиненные, прямые или спирально закрученные стержни. Личинки сначала плотные и непрозрачные, но впоследствии они раздуваются из-за поглощения воды и становятся почти прозрачными. Они плавают около одного или двух дней, а затем устраиваются у берегового полюса и закрепляются. Ни у одного из еще не наблюдавшихся видов щупальца не формируются на стадии свободного плавания.

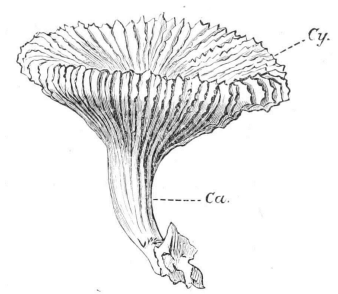


Рис. 171.— Фиксированная стадия развития *грибка*. Трофозоид дифференцировался в дисковидную коронку, антоциатус (Cu) и ножку, антокаулус (Ca). (В честь Дж. К. Борна.)

Распределение рифовых кораллов.—Основные рифообразующие кораллы достигают своих наибольших размеров и растут с наибольшей скоростью в теплых, мелководных водах мира, но они не ограничены этой средой обитания. Вид *Madrepora* был обнаружен в очень холодных водах Архангельска, а *Manicina areolata* встречается в заливе Саймона, мыс Доброй Надежды, на много градусов южнее района восточноафриканских коралловых рифов. Что касается распределения этих кораллов по глубине, то в настоящее время известно очень мало. Поверхность растущего кораллового рифа, обращенная к открытому морю, настолько крутая, что оказалось невозможным определить, на какую глубину на самом деле простираются живые рифовые кораллы.

Обзор Маклсфилд банк доказал, что большое количество рифовых кораллов в живых на глубине от 30 до 50 сажен. ^[408] Приведу один пример:—При выемке грунта № 50 на глубине от 32 до 35 морских саженей были получены живые образцы следующих родов кораллов: *Madrepora*, *Montipora*, *Psammocora*, *Pavonia* и *Astraeopora*.

Коралловые рифы и атоллы.—Во многих регионах тропических морей встречаются берега и острова, сложенные из коралловых блоков, кораллового детрита и измененного или модифицированного известняка. Это знаменитые коралловые рифы, о которых так много говорилось и писалось за последние полвека. Не может быть никаких сомнений в том, что поверхностные слои этих образований полностью образованы кораллообразующими животными и растениями, обитающими в теплой, мелководной морской воде.

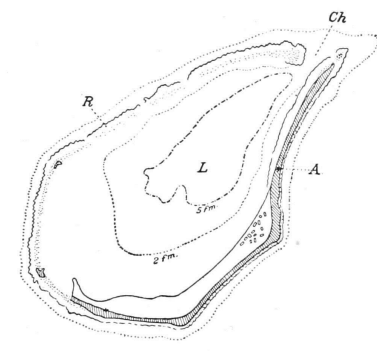


Рис. 172.- План атолла Миникой в Лаккадивском архипелаге. А - участок, возвышающийся над отметкой прилива; Ch - лодочный канал; 5 fm - линия в пять морских саженей; 2 fm - линия в две морские сажени; L - лагуна с максимальной глубиной в 7 морских саженей; R- риф, продолжающий круг на восточной стороне атолла, затопляемый приливами. (В честь Стэнли Гардинера.)

Обычно выделяют три класса коралловых рифов: "окаймляющие рифы", которые повторяют контур побережья на расстоянии нескольких сотен ярдов и во время отлива отделяются от пляжа песчаными отмелями или мелководной лагуной; "барьерные рифы", повторяющие контур побережья менее регулярно, чем окаймляющие рифы, но на гораздо большем расстоянии и отделенные от пляжа лагуной достаточной глубины, чтобы служить гаванью для судов больших размеров; и, наконец, "атоллы", которые имеют кольцевую форму или ломаные кольца низких островов, окружающих лагуну, которая в некоторых случаях имеет значительную глубину.

Первые геодезисты заметили, что во многих случаях морское дно круто или почти отвесно спускается от внешнего края барьерных рифов и атоллов на очень большие глубины - фактически на глубины, на которых не обитают рифообразующие кораллы.

Таким образом, кажется очевидным, что атоллы и барьерные рифы покоятся на каком-то слое, который никак не мог быть сформирован рифообразующими организмами в том же относительном положении, которое он имеет сейчас, и возникли вопросы: что такое субстрат и как он сформировался?

Если этот слой представляет собой коралловую породу, то ясно, что он, должно быть, образовался в то время, когда был ближе к поверхности моря, чем сейчас, и что впоследствии он, должно быть, опустился на большую глубину. С другой стороны, если это примитивная горная порода, мы должны предположить, что в таких регионах, как Индийский океан и Южная часть Тихого океана, где архипелаги атоллов простираются на сотни миль, существуют цепи горных хребтов, вершины которых достигают одинакового уровня под поверхностью моря. "Но мы не можем поверить, что широкая горная вершина погребена на глубине нескольких морских саженей под каждым атоллом, и, тем не менее, что на всей обширной территории, названной выше, ни одна точка скалы не выступает над уровнем моря. Ибо мы можем судить о горах под водой по горам на суше, и где мы можем найти единственную цепь, не говоря уже о нескольких таких цепях длиной во много сотен миль и значительной ширины, с широкими вершинами, достигающими одинаковой высоты с точностью до 120-180 футов?"^[409]

Чтобы объяснить наблюдаемые факты об атоллах и барьерных рифах, Дарвин разработал и изложил теорию оседания. Согласно этой теории, регионы, где сейчас встречаются атоллы, когда-то были сушей или архипелагом вулканических островов, окруженных

окаймляющими рифами обычного типа. Происходило постепенное оседание суши, и площадь суши уменьшалась; но площадь, окруженная коралловыми рифами, не уменьшалась в соответствующей степени, и молодые кораллы, растущие на обломках более старых, по мере того как они тонули, продолжали рост рифа в направлении, почти вертикальном морскому дну. Таким образом, окаймляющие рифы превратились в барьерные рифы, и они были отделены от суши лагуной значительной глубины. Наконец, когда горные вершины скрылись под волнами, кольцообразный риф или атолл был всем, что осталось от прежней суши.

Фундаментальное предположение теории оседания состоит в том, что субстратом коралловых рифов и островов является известняк, образованный кораллами. Чтобы проверить истинность этого предположения, была отправлена экспедиция для получения с помощью боринга доказательств характера субстрата типичного атолла. Был выбран остров Фунафути в группе Эллис в Тихом океане, и после нескольких попыток было произведено успешное бурение на глубину 1114 футов. Было обнаружено, что материал, извлеченный из скважины, состоит из горных пород или песка, полностью образованных из известковых скелетов морских беспозвоночных животных и известковых водорослей.^[410] Более того, в кернах с различных глубин до самых нижних были обнаружены окаменелые скелеты распространенных родов современных кораллов и очень мало представителей ныне вымерших родов кораллов или их вообще нет.

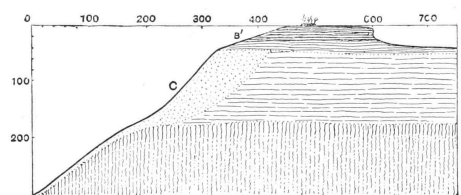


Рис. 173.- Разрез внешнего края одного из Мальдивских атоллов. А, основание из примитивной породы, вырубленной течениями; В, зарастание края глубоководными, промежуточными по глубине и (В') рифовыми организмами; С, расширение наружу с помощью осыпного склона; D, лагуна. Масштаб в морских саженях. (В честь Стэнли Гардинера.)

Таким образом, эти факты доказывают справедливость предположения Дарвина относительно природы субстрата и подтверждают теорию оседания применительно к этому конкретному острову. Однако в последние годы несколькими авторами было высказано твердое мнение о том, что теория оседания не может объяснить образование всех исследованных в настоящее время атоллов и барьерных рифов, и для объяснения конкретных случаев были выдвинуты альтернативные гипотезы. Например, основная цепь Мальдивского архипелага в Индийском океане представляет особые трудности для принятия теории оседания в качестве теории общего применения.^[411] Основная цепь этих островов имеет длину более 300 миль и лежит под прямым углом к муссонным течениям Индийского океана. Здесь действие течений, по-видимому, вырубил большой участок суши, образовав плато глубиной более 100 морских саженей. Внешний край этого плато, возможно, увеличивался в высоту за счет отложения скелетов поверхностно плавающих животных и скелетов глубоководных кораллов, пока не достиг уровня, на котором могут процветать рифообразующие кораллы. Определенное количество каналов сохранялось и даже углублялось по мере роста бортика, и, таким образом, коралл в конечном итоге выходил на поверхность не в виде одного большого атолла, а в виде серии коралловых островов. Когда коралловый риф, таким образом, достигает поверхности и не может расти дальше в высоту, он распространяется радиально, как волшебное кольцо, на осыпи, образованной сломанными кораллами, упавшими со склонов. Центральные части, больше не защищенные живыми организмами, постоянно подвергаются растворяющему действию морской воды, проникающей через пористый субстрат, и опускаются, образуя лагуну.

Однако теория оседания не только в рифах Индийского океана, но и во многих архипелагах Тихого океана, где имеются свидетельства очень значительного поднятия участков суши по соседству с атоллами и барьерными рифами, удовлетворительно не объясняет все наблюдаемые факты. Таким образом, представляется вероятным, что, хотя постепенное оседание суши могло быть основной причиной образования коралловых рифов в некоторых районах, аналогичные рифы могли образоваться в других районах другими естественными методами.

Ископаемые кораллы.—Большое количество родов кораллов, обнаруженных в более новых третичных отложениях, и меньшее количество родов, встречающихся в более старых третичных и меловых слоях, явно принадлежат к семействам, представленным в настоящее время современными кораллами. Однако в более ранних слоях обнаружены окаменелости, которые не могут быть отнесены к нашей системе с какой-либо степенью уверенности. Время от времени предпринимались попытки расположить эти кораллы в их надлежащем положении путем тщательного изучения и сравнения особенностей их скелета, но приводимые причины неубедительны. Род *Syringopora* и семейства Favositidae, Heliolitidae и Saccoseridae были упомянуты в главе об Alcyonaria (стр. 343-346). На семейство Zaphrentidae можно обратить внимание, когда имеешь дело с отрядом Zoanthidea.

Среди семейств ископаемых кораллов неопределенного положения, которые все еще могут быть включены в отряд Madrepogaria, наиболее важными являются:—

Cyathophyllidae, семейство одиночных и колониальных кораллов с многочисленными радиально расположенными перегородками, простирающееся от силурийского до каменноугольного известняка. Сюда входят роды *Cyathophyllum*, которые были очень распространены в девонские времена, и *литостроение*, которое во времена образования известняков каменноугольного периода происходило непрерывными массами, простиравшимися на больших площадях морского дна. Cyathophyllidae, возможно, являются предками представителей как *Astraeidae*, так и *Fungiidae*, которые появились в слоях триаса.

В **Cyathaxoniidae** образуют семейство одиночных кораллов в форме раковин или рогов, с перегородками, имеющими правильное радиальное расположение, и, возможно, были предками современного семейства *Turbinoliidae*. Они имеют тот же геологический ареал, что и *Cyathophyllidae*.

The **Cystiphyllidae**. Это семейство состоит из одиночных кораллов с очень тонкими перегородками; межсептальные пространства заполнены обильным везикулярным веществом, называемым "стереоплазмой". Систематическое положение этого семейства очень сомнительно, поскольку структура, очевидно, сильно разрушена, но некоторые авторы предполагают, что оно является предком семейства *Eupsammiidae*.

Эти три семейства вместе с *Zaphrentidae* (стр. [406](#)) ранее были объединены в группу *Tetracoralla* или *Rugosa*.

Подотряд 1. Энтокнемарии.

Мадрепорарии образуют перфорированную кораллу с чашечками, которые не выступают над поверхностью ценосарка или выступают лишь незначительно. Зооиды каждой колонии обычно маленькие и скученные. Брыжейки образуются двусторонними парами, и увеличение их количества происходит в камере между вентральными или дорсальными парами направляющих. Кораллы, включенные в этот отряд, являются одними из важнейших строителей рифов. На многих недавно возникших коралловых рифах они встречаются в огромном количестве и имеют большие индивидуальные размеры. Но хотя они так распространены на современных рифах, они, по-видимому, сыграли гораздо менее важную роль в формировании рифов раннего третичного периода, а в рифах времен, предшествовавших третичному периоду, они были редки или отсутствовали.

Судя только по строению скелета и палеонтологической истории, можно подумать, что энтокнемарии представляют собой самые поздние типы мадрепорариев, но анатомия зооидов указывает на противоположный вывод. Зооиды имеют очень простое строение; брыжейки встречаются только двусторонними парами, и все новые брыжейки, образовавшиеся после протокнемий, берут начало в одной из направляющих камер. Это символы, указывающие на очень древнюю историю, предполагающие родство с *Edwardsiidea*, с одной стороны, и каким-то древним видом *Cerianthidea* - с другой. Не может быть никаких сомнений в том, что именно благодаря эволюции быстрорастущего пористого

скелета эти кораллы догнали астреид и другие более специализированные формы и обогнали их в борьбе за господство на коралловых рифах.

Семейство. 1. Madreporidae. Чашечки кораллов маленькие и содержат несколько совершенно отчетливых перегородок. Ценостеум пористый и содержит сплетение ценосаркальных каналов, которое соединяет полости соседних зооидов. Это семейство делится на ряд подсемейств, но здесь необходимо лишь упомянуть особенности нескольких хорошо известных родов.

Мадрепора.—Этот род представлен огромным количеством форм на коралловых рифах как старого, так и нового света. В разное время предпринимались попытки разделить эти формы на определенные группы, и было определено и названо большое количество видов. Различия между этими видами, однако, таковы, что могут быть обусловлены различными условиями жизни на рифах, а не признаками, передаваемыми из поколения в поколение по наследству. Не может быть никаких сомнений в том, что когда наши знания о мягких тканях этих кораллов будут расширены, число видов значительно сократится. Однако в роде есть три основные формы произрастания или *фации*.

1. Дрябловидные или пальчатые колонии с большими плоскими или вогнутыми листьями, расходящимися от покрытого коркой основания: *Пальчатая форма*.
2. Сильно разветвленные колонии, несколько ответвлений расходятся наискось от общего центра: *Форма пролиферации*.
3. Крупные и более прямостоячие колонии, менее разветвленные, за исключением периферии: *Форма шейки матки*.

На некоторых рифах преобладает одна из этих форм роста, и на многие мили риф, по-видимому, состоит в основном из кораллов такой формы. На других рифах две, а иногда и все три эти формы могут быть найдены на расстоянии броска камня друг от друга. Несмотря на трудность различения видов, сам род довольно хорошо определен. Чашечки слегка выступают над поверхностью ветвей и содержат шесть перегородок, из которых пара, параллельная оси ветви, является самой прочной. Эту сильную пару перегородок обычно можно хорошо разглядеть, когда тонкая ветвь мадрепоры исследуется с помощью линзы в проходящем свете. На вершине каждой ветви находится терминальный зооид, а в скелете - апикальная чашечка. Терминальный зооид (по крайней мере, у некоторых видов) отличается от боковых или радиальных зооидов. Первый радиально симметричен и имеет шесть длинных равных пальцевидных щупалец, у второго обычно двенадцать щупалец, из которых шесть крупнее остальных. Эти щупальца чередуются, но расположены на диске таким образом, что придают зооидам отчетливо двусторонний вид.

Окраска вест-индских мадрепор, по-видимому, полностью обусловлена зооксантеллами (стр. [86](#), [125](#)). Они имеют более светлые или темные оттенки коричневого, иногда становясь зелеными, желтыми или оранжевыми. На австралийском барьерном рифе и других рифах восточных морей точки роста ветвей различны и часто ярко окрашены - изумрудно-зеленые, фиолетовые или красные; они создают одни из самых замечательных цветовых эффектов, которыми славятся рифовые бассейны. Причина этих ярких верхушечных окрасов до сих пор не выяснена.

Род встречается на мелководье всех морей тропического пояса, за исключением западной части американского континента.

Монтипора.—У этого рода чашечки маленькие и расположены в углублениях в ценосте, и имеется шесть, иногда двенадцать перегородок примерно одинакового размера. На верхушках ветвей отсутствует конечная чашечка. Это род с очень изменчивой формой и широким распространением во всех тропических морях, за исключением берегов Атлантического океана.

Турбинария.—Этот род обычно чашевидный или листовидный и скрученный по форме. Количество перегородок может составлять от шести до тридцати. Некоторые виды этого рода достигают очень больших размеров в благоприятных местах. В Британском музее хранится образец, имеющий 16 футов в окружности и весивший в высушенном виде 1500 фунтов.

Семейство 2. Poritidae. Коралл обычно покрытый коркой, листовидный, лопастной или хохлатый, редко дендритный. Весь скелет состоит из системы трабекул и прочных поперечных перекадин, и на разрезе границы чашечек четко не обозначены. Перегородки представлены двенадцатью трабекулами. Зооиды маленькие и обычно снабжены двенадцатью щупальцами. Наиболее важным родом является *Porites*, который настолько распространен на многих рифах, что, можно сказать, соперничает с самой *Madrepora* по пышности своего роста. На австралийском барьерном рифе вид *поритов* образует кораллы более двадцати футов в длину и столько же в высоту. По словам Сэвилла Кента, они обычно встречаются на внешней стороне рифа и образуют основу для высокоразвитых мадрепор и других кораллов.^[412]

Цвета *поритов* очень разнообразны и часто красивы. На Ямайке^[413] преобладающими цветами являются ярко-синий, бледно-желтый и желтовато-зеленый. В Австралии цвета, возможно, менее яркие, но среди преобладающих оттенков - светло-сиреневый, нежно-розовый, темно-желтый и коричневый. Род *Porites* встречается в эоценовых и миоценовых отложениях и в настоящее время встречается на всех наиболее важных коралловых рифах мира.

Род *Alveopora* обычно относят к Poritidae. По словам Бернарда,^[414] Однако, его сходство с этим семейством отдаленное, и он более тесно связан с Favositidae (см. стр. 344). Стенки чашечек смежны, а перегородки сведены к рядам шипиков, как у Favositidae. Он обитает на мелководье в Тихом, Индийском океанах и Красном море.

Подотряд 2. Циклокнемарии.

Мадрепорарии, образующие перфорированные или неперфорированные кораллы. Одиночные или колониальные. Зооиды обычно имеют большое количество брыжеек, расположенных в два или более циклов. Брыжейки за пределами протокнемических пар образуются односторонними парами в камерах, отличных от камер между направляющими.

РАЗДЕЛ. 1. APOROSA.—Циклокнемария, у которой тека и перегородки не перфорированы. Зооиды колониальных форм могут общаться посредством поверхностных каналов ценосарки, или они могут соприкасаться друг с другом только по их краям.

В этот раздел включено несколько семейств, из которых наиболее важными являются:—

Семейство 1. Turbinoliidae.—Кораллы, входящие в это семейство, в основном представляют собой одиночные формы, прикрепленные к посторонним предметам или частично погруженные в песок. В некоторых случаях небольшая колония образуется в результате геммации.

Род *Flabellum* представляет собой одиночные кораллы сжатой формы. У него большое количество перегородок, расположенных радиально на стенке чашечки. Эта стенка чашечки - не настоящая тека, а эпитека. У некоторых форм корнеподобные трубки вырастают из боков чашечки у ее основания и могут служить для опоры коралла на твердые предметы. В некоторых удивительно прекрасных образцах, недавно полученных из Персидского залива, эти трубки служили для прикрепления кораллов к телеграфному кабелю. *Flabellum* кажется космополитичным в своем распространении. Обычно он обитает в глубокой или умеренно глубокой воде, но некоторые экземпляры были извлечены на глубину от 2 до 9 морских саженей.

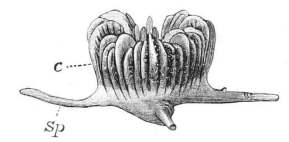


Рис. 174.— Вид сбоку *Trochocyathus hastatus*, с выступающими перегородками, хорошо выраженными ребрами (с) и с тремя остистыми выступами (Sp) у основания, образованными выростами из первичных ребер. (В честь Дж. К. Борна.)

Кариофиллия представляет собой конический коралл, закрепленный слегка расширенным основанием. Стенка чашечки представляет собой настоящую теку, покрытую снизу эпитекой. Имеется губчатая колумелла, окруженная единственным кругом из пали. Существует один британский вид, *C. smithii*. Его находят прикрепленным к раковинам на глубине около тридцати морских саженей возле маяка Эддистоун и в других населенных пунктах Ла-Манша. Он также встречается между отметками прилива на островах Силли и встречается у Шетландских островов, на западном побережье Шотландии и юго-западе Ирландии. Род широко распространен и простирается от мелководья до глубин 1500 морских саженей. *Кариофиллия* иногда встречается скоплениями, которые имеют вид зарождающейся колонии. Это может быть связано с тем, что эмбрионы прикрепляются к эпитеке существующих особей и развиваются там. Сомнительно, что этот вид когда-либо размножается бесполом путем либо путем геммации, либо путем деления. Когда зооид полностью расправляется, он выступает на некоторое расстояние над кораллом и демонстрирует очень прозрачную стенку тела с короной примерно из пятидесяти щупалец. Каждое щупальце заканчивается шаровидной головкой (рис. 169), покрытой нематоцистами. Общий цвет бледно-розовый, вокруг рта имеется широкий коричневый круг. Крупные экземпляры могут достигать трех четвертей дюйма в диаметре.

Turbinolia - распространенный ископаемый род эпохи эоцена, найденный в Англии и Франции, и, как утверждается, встречается в Карибском море. Колумелла стоит торчком, как стилет, а перегородки "выдвинуты", то есть выступают над краем теки.

Trochocyathus - род с хорошо выраженными "ребрами", встречающийся на тропическом мелководье (рис. 174).

Семейство 2. Oculinidae.—Колониальные формы, дендритные или покрывающиеся коркой, с относительно крупными и довольно выступающими чашечками, разделенными значительными участками компактного ценостеума. Зооиды имеют корону из десяти-сорока восьми или более головчатых щупалец.

Неогелия имеет фистулезный стержень, выстланный изнутри роговой оболочкой. По-видимому, есть некоторые основания предполагать, что эта мембрана образована самими зооидами. Похожая мембрана обнаружена у свищевидных стеблей *Amphihelia* и, возможно, у других Oculinidae. Если эта мембрана действительно образована в результате жизнедеятельности кораллов, то это составляет исключение из общего правила, согласно которому скелет мадрепорарии полностью известковый. Другие, однако, утверждают, что эта мембрана образована червями-четвероногими, которые обитают в трубках, и что фистулезный стержень коралла образуется в результате сворачивания и инкрустации роговыми трубками червя. *Неохелия* встречается в Тихом океане.^[415]

Lophohelia - род, образующий дендритные колонии значительных размеров. Чашечки имеют толстые стенки и очень глубокие. *Lophohelia prolifera* была обнаружена на глубоководье у острова Скай и в других населенных пунктах у западного побережья Шотландии. Это также не редкость в некоторых норвежских фьордах и в других частях света.

Oculina - еще один широко распространенный род, обитающий в мелководных тропических водах Вест-Индии, Индийского и Тихого океанов. Образует дендритные колонии значительного размера. Чашечки обычно расположены на ветвях спиралевидно. Утверждается, что цвет вест-индского вида при жизни светло-или темно-коричневый. Щупальца расположены в три цикла, и обычно их двадцать четыре. Бесполое размножение происходит путем почкования на верхушке ветвей.

Семейство 3. Астреидные.— Это очень большая семья, и власти не пришли к единому мнению относительно ее границ или классификации. Исключая пока простые формы, можно сказать, что семейство отличается тем, что чашечки расположены так плотно, что ценостеум между ними практически отсутствует. Коралл компактный и массивный, если только он не пробурен водорослями, червями и другими организмами, разрушающими кораллы.

Роды *Astraeidae*, образующие колонии, можно разделить на две группы: GEMMANTES и FISSIPARANTES. В группе GEMMANTES бесполое размножение осуществляется путем геммации, и каждый зооид колонии представляет собой отдельную особь с двумя парами направляющих брыжеек. Среди наиболее известных современных кораллов, включенных в эту группу, можно упомянуть *Галаксию*. У представителей этого рода ценостеум между чашечками намного больше, чем у большинства *Astraeidae*. Чашечки длинные и выступают на некоторое расстояние над ценостеумом. Перегородки напряжены. У *галаксии эспери*, исследованной Фаулером^[416], есть двенадцать перегородок, двенадцать пар брыжеек и двадцать четыре щупальца, из которых двенадцать очень маленьких, а двенадцать довольно крупных. Цвет зеленый или коричневый. Род встречается на мелководье в тропиках старого света.

У *Astrangia solitaria* зооиды либо изолированы, либо, в более общем случае, объединены тонкими нитями перитекальной ткани, образующими инкрустирующие колонии. Перегородки не выступающие, как у *Галаксии*. Шесть из них выделяются и принадлежат к

первому циклу, шесть меньших образуют второй цикл, и можно увидеть неполные третий и четвертый циклы. Каждой перегородке соответствует щупальце. Щупальца самого внутреннего цикла самые длинные (3 мм в длину). Все щупальца заканчиваются бугорчатой вершиной. Живые зооиды повсюду бесцветны или имеют только очень тонкие оттенки в ограниченных областях.^[417] Этот род встречается в основном на побережьях Американского континента, простираясь на юг до Магелланова пролива. Другими хорошо известными родами *Astraeidae* *Gemmantes* являются *Orbicella*, *Cladocora*, *Phyllangia*.

В группе *FISSIPARANTES* бесполое размножение происходит путем деления без образования морфологически завершенных зооидов. Щупальца, брыжейки и перегородки, когда происходит деление, не выстраиваются в регулярные шестикамерные циклы, и новые направляющие брыжейки не возникают. В некоторых случаях образуются очень крупные кораллы, и, если наша концепция верна, их следует рассматривать не как колонию зооидов, а как единую особь зооида, разделенную на значительное количество не полностью разделенных частей. Среди хорошо известных родов, принадлежащих к этой группе, - *Euphyllia*, *Mussa*, *Meandrina*, *Coeloria*, *Favia* и *Goniastrea*.

У таких родов, как *Euphyllia*, части колонии разделены глубокими бороздками и имеют поверхностный вид отдельных особей; но у Мозгового коралла *Coeloria* и других поверхность коралла представляет собой ряд более или менее изогнутых борозд, каждая из которых имеет ряд щелевидных ртов и окаймлена рядами щупалец.

Ряд родов одиночных кораллов, объединенных в подсемейство *Trochosmiliaceae*, обычно включают в семейство *Astraeidae*. Изучение их скелетных характеристик позволило предположить^[418], что они более тесно связаны с *Turbinoliidae*. Основными перенесенными таким образом родами были бы *Trochosmilia*, *Placosmilia*, *Parasmilia* и *Asterosmilia*. Поскольку почти все эти роды и их союзники вымерли, а о строении ныне живущих зооидов ничего не известно, их исключение из семейства *Astraeidae* может рассматриваться как не вполне оправданное.

Семейство 4. Pocilloporidae.—Общая анатомия зооидов этого семейства кораллов имеет некоторое сходство с анатомией *Entocnemaria*, и вполне возможно, что в конечном итоге они займут место в нашей классификации рядом с этой группой, если не внутри нее на самом деле. Тот факт, однако, что скелет неперфорированный, в настоящее время достаточен для оправдания включения семейства в секцию *Aporosa*. В настоящее время известно всего два рода, и в обоих из них зооиды имеют двенадцать щупалец, двенадцать брыжеек и только две брыжеечные нити. Зооиды соединены между собой сложной системой каналов, проходящих в поверхностном ценосарке. Чашечки двусторонне симметричны, и у *Seriatopora* перегородки, параллельные оси ветви, объединены в центре чашечки и намного крупнее остальных, как у *Madrepora*. Во всех этих признаках семейство обнаруживает родство с энтокнемариями. В признаках скелета, который является беззубым и табличным, прослеживается скорее сходство с *Cyclocnemaria*. Два рода широко распространены на коралловых рифах старого света, а в некоторых местностях очень многочисленны. Ни один из родов не встречается в Вест-Индии. Они оба недавнего происхождения, но *Pocillopora* встречается в миоцене. Примечательной особенностью семейства является то, что оба рода могут подвергаться нападению желчеобразующего краба *Hapalocarcinus*. На некоторых рифах почти у всех *Pocilloporidae* крабовые галлы присутствуют на большом количестве их ветвей, в то время как у других *Madreporaria* они отсутствуют.

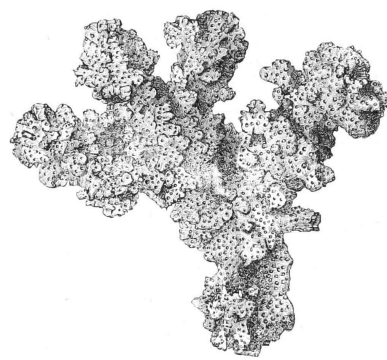


Рис. 175. Часть колонии *Pocillopora* с Мальдивского архипелага.

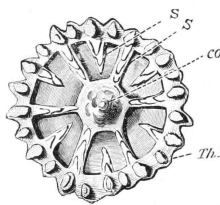


Рис. 176.— Одиночная чашечка *Pocillopora septata*, показывающая Co, колумеллу; S, S, перегородки; Th, стенку теки. (В честь Гардинера.)

Покиллопора - коралл, образующий покрытые коркой массы, поднимающиеся в доли или ответвления значительного размера, заканчивающиеся тупыми вершинами. *Сериатопора* гораздо более тонкая и разветвленная, ветви заканчиваются острыми концами.

РАЗДЕЛ. 2. ФУНГАЦЕЯ.—Эта секция *Cyclocnemaria* содержит ряд одиночных и колониальных кораллов очень разнообразной формы, объединенных наличием ряда перекладин, называемых "синаптикулами", соединяющих перегородки и тем самым придающих прочность чашечке, независимо от любого увеличения толщины стенки чашечки. Семейство *Fungiidae* обладает многими особенностями, которые очень отчетливо отличают его как от *Cyclocnemaria*, так и от *Aporosa*. *Eupsammiidae*, однако, во многих отношениях приближаются к *Cyclocnemaria*, а *Plesiofungiidae* образуют связующее звено с *Astraeidae*. Весьма вероятно, что этот раздел имел двойное происхождение и, следовательно, не представляет единой линии происхождения.

Семейство 5. Plesiofungiidae.—Это семейство связано с *Aporosa* наличием перегородок, которые обычно твердые и неперфорированные, и с *Astraeidae*, в частности, наличием рассечений. Однако они отличаются от них наличием синаптикулов и некоторыми особенностями строения щупалец.

Род *Siderastraea* недавно был изучен Дюрденем.^[419] Колония обычно массивная и покрыта коркой. Зооиды в развернутом состоянии не намного возвышаются над уровнем коралла. Щупальца короткие и расположены нерегулярно на диске. Они заканчиваются узловатыми конечностями, а конечности внутренних циклов раздваиваются. Цвет *S. sideraea* при жизни красновато-коричневый. *Siderastraea* встречается на мелководье у коралловых рифов и широко распространена.

У *Agaricia* колония более листовидная. Щупальца рудиментарные или маленькие. Окраска живых зооидов очень похожа на окраску *Siderastraea*. *Энистрелофиллум* - одиночный коралл из юрского периода, относящийся к семейству.

Семья 6. Fungiidae.—*Fungia* представляет собой непривязанный одиночный коралл плоской дискообразной формы с очень многочисленными выступающими неперфорированными перегородками. Он часто бывает значительного размера (от шести до двенадцати дюймов в диаметре). На многих коралловых рифах старого света его чрезвычайно много, и, следовательно, это один из самых распространенных кораллов в наших коллекциях. При жизни коралл почти скрыт диском, который весь усеян очень многочисленными длинными щупальцами.^[420] Цвет варьируется у разных видов, но обычно он коричневый. Один из видов австралийского барьерного рифа, *F. crassitentaculata*, темно-оливково-зеленого цвета, щупальца заканчиваются белыми бугорками.

Свободные взрослые грибки образуются из фиксированного запаса, называемого трофозооидом, от которого молодые грибки отделяются путем поперечного деления (см. стр. 388). Фекальная стенка молодых грибов при отделении от трофозооида перфорирована, но поры в значительной степени заполняются во время более позднего роста коралла.

Существует несколько родов colonial Fungiidae, встречающихся реже, таких как *Halomitra*, *Herpetolitha* и *Cryptabacia*.

Семейство. 7. Cycloseridae.— Это одиночные или колониальные грибницы с неперфорированной текой. *Батьяктис* встречается на больших глубинах. *Диасерис*, мелководье на коралловых рифах.

Семейство 8. Plesioporitidae.Перегородки в этом семействе трабекулярные и перфорированные, напоминающие в этом отношении перегородки Poritidae. *Лентофиллия*, *Микросолена*, вымершая.

Семейство 9. Eupsammiidae.—Это семейство перфорированных кораллов обычно помещают вместе с Madreporidae и Poritidae в старую группу Perforata. Исследования Фаулера и Гардинера показали, что расположение брызжек аналогично расположению *Cyathostoma*, а наличие синаптикулы, соединяющей перегородки, наводит на мысль о сходстве с Fungacea. Синаптики Eupsammiidae, однако, своеобразны тем, что расположены не в вертикальном ряду, а попеременно друг с другом или совершенно неравномерно по положению. Представители этого семейства ведут одиночный или колониальный образ жизни.

Стефанофиллия представляет собой уплощенный дискообразный коралл с перфорированными и зубчатыми перегородками, найденный в Тихом океане в виде окаменелости в различных слоях начиная с мелового периода.

У *Leptopenus* глубины около 1500 морских саженей перфорации намного больше, чем у представителей последнего названного рода, а скелет сведен к системе тонких трабекул.

Родопсаммия имеет коническую форму и дает начало ряду молодых зооидов путем геммирования, которые некоторое время остаются прикрепленными к родительской форме, прежде чем освободиться.

Среди колониальных родов - *Dendrophyllia*, *Ценопсамия* и хорошо известный средиземноморский род *Astroides*.

Отряд IV. Зоантидеи.

Этот отряд зоантарий состоит из ряда одиночных или колониальных анемонов, которые не образуют скелета из рога или карбоната извести и отличаются от актиниарий своеобразным расположением их брыжеек.

Семейство 1. Zoanthidae.—*Сфенопус* представляет собой одиночный коралл и оканчивается абораально небольшим основанием, похожим на присоску, с помощью которого он может прикрепляться к инородным телам. Роды *Gemmaria* и *Isaurus* включают одиночные формы.

Однако у большинства видов зоантид образуется базальный стolon, покрывающий корку, который может быть толстым и мясистым или перепончатым, или может состоять из сплетения полос, из которых вырастают несколько зооидов и на которых формируются новые почки.

Щупальца многочисленные, простые, обычно короткие, расположены одним или двумя кругами по краю диска. Большинство зоантид покрыты песком, фрагментами раковин или спикулами губок, но *зоантус* и *изавр* голые. Инородные частицы, образующие налет, прочно прикреплены к эктодерме, и, как правило, многие из них опускаются в мезоглою, чтобы обеспечить дополнительную поддержку стенке тела. Именно наличие такого большого количества песка часто придает этим зоантариям такой хрупкий характер. Устьяца обычно имеют хорошо выраженный вентральный сифоноглиф. Брыжейки состоят из пары полных вентральных направляющих, пары неполных дорсальных направляющих, в то время как из остальных протоков латеральные брыжейки, которые являются первыми и вторыми по порядку появления, являются полными, шестая неполная, тогда как пятая является полной у макрокнемин и неполной у брахикнемин. Дюрден^[421] обнаружил у образцов трех видов, что расположение брыжеек "брахикнемическое" (шестая несовершенная протокнема) с одной стороны и "макрокнемическое" (шестая совершенная протокнема) с другой. Метакнемы появляются в промежутках между шестыми протокнемами и вентральными указателями односторонними парами, из которых одна становится полной, а другая всегда остается неполной (рис. 163, 4, стр. 368).

Зоантиды обычно двудомные, но гермафродитизм, несомненно, встречается у родов *Zoanthus* и *Isaurus*. Мало что известно об их развитии, но личиночная форма, обнаруженная Семпером у мыса Доброй Надежды, цилиндрической формы, с отверстиями на каждом конце и отличающаяся продольной полосой ресничек, идущей от одного конца к другому, вероятно, является личинкой зоантиды. Широко известна как личинка Земпера. К этой группе также относят других личинок, снабженных кольцом ресничек.

Очень многие зоантиды имеют эпизоотический характер. Так, несколько видов *эпизоантусов* образуют колонии на панцирях желудочноклювых моллюсков, населяемых

крабами-отшельниками. *Parazoanthus tunicans* встречается на стебле плюмулярии; *Parazoanthus separatus* с Ямайки ассоциируется с губкой. Основание пучка длинных спикул губки *Hyalonema* (стр. 204) почти всегда покрыто колонией *Epizoanthus stellaris*.

Единственными родами, встречающимися на территории Великобритании, являются *Epizoanthus* (с шестью видами), *Parazoanthus* (с четырьмя видами) и *Zoanthus sulcatus*.

Из видов *Epizoanthus*, *E. incrustatus* довольно распространен на глубинах от двадцати до восьмидесяти морских саженей на всех наших побережьях и часто соразмерен различным видам раков-отшельников, в то время как *E. paguriphilus* встречается на гораздо больших глубинах у западного побережья Ирландии и всегда соразмерен раку-отшельнику. *Parazoanthus anguicomus* встречается на глубине до ста морских саженей у Шетландских островов и к западу от Ирландии и обычно ассоциируется с различными видами губок.

Gerardia savalia - самый крупный "черный коралл" Средиземноморья. Колония начинается с того, что покрывается коркой на стебле одного из *Gorgoniidae*, но вскоре превосходит свою опору в росте, формирует собственный базальный роговой скелет и создает очень большие ветвящиеся колонии. Экземпляр в Британском музее, ^[422] из двадцати морских саженей от острова Негропонт, имеет два метра в высоту и два метра в ширину. Род, по - видимому, анатомически связан с *Parazoanthus*.

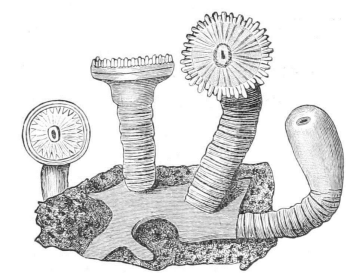


Рис. 177.—*Zoanthus macgillivrayi*, небольшая колония. Щупальца показаны несколько сжатыми консервантом. Длина каждого зооида составляет около 25 мм. . (По Хэддону.)

Семейство 2. Zaphrentidae.—Это семейство палеозойских кораллов обычно помещают вместе с *Turbinoliidae* или в отдельную группу *Tetracoralla*. Недавно Дюрден^[423] привел доводы, основанные на методе увеличения перегородок у *Lophophyllum*, полагая, что их родство скорее с *Zoanthidae*, чем с *Madreporaria*. Это одиночные кораллы с раковинками, с многочисленными перегородками, демонстрирующими отчетливую двустороннюю симметрию в расположении. *Зафрентис*, *Лофофиллум*.

Отряд V. Antipathidea = Антипатарии.

Представителей этого отряда можно легко отличить от всех других зоантарий по наличию рогового осевого скелета (склеробазы) и отсутствию каких-либо спикул карбоната кальция. Скелет покрыт тонкой корой, которая состоит из ряда простых голых зооидов, соединенных по краям. Зооиды несут шесть щупалец, или, если их больше шести, шесть крупных выступающих щупалец. У большинства родов всего десять брызжек, у других двенадцать. У *кладонатий* обнаружено только шесть брызжек. Скелет *Antipathidea* прост у *Stichopathes* и *Cirripathes*, но у всех других родов он разветвленный. Разветвление обычно обильное и неправильной формы. Роговое вещество, из которого оно состоит, не содержит каких-либо

отложений или инфильтрации извести. Поверхность молодых ветвей усеяна многочисленными короткими шипиками, количество и расположение которых являются признаками, в основном используемыми при определении вида. Базальные части главной оси и более толстые ветви часто голые, зооиды погибли и распались. В этих случаях шипы стираются, и скелет кажется гладким. Однако наличия шипов на некоторых ветвях, как правило, достаточно, чтобы натуралист мог отличить высушенную антипатида от оси горгониды, с которой только ее и можно спутать.

У каждого зооида имеется шесть полных брыжеек, но поскольку они не несут втягивающих мышц, нет уверенности, что они представляют собой первые шесть протокнемий других зоантарий. У очень многих видов зооиды имеют овальную форму, больший диаметр параллелен оси ветви. Рот и устья сжаты и расположены под прямым углом к этому диаметру. Обычно предполагается, что брыжейки, прикрепленные к углам устья, являются направляющими, и что оставшаяся пара, которая имеет аксиальное направление, соответствует первой паре протокнем. Аксиальная пара брыжеек часто очень хорошо развита и только в ней находятся гонады. Когда формируются другие брыжейки, они всегда возникают двусторонними парами между аксиальными брыжейками и направляющими. Щупальца соответствуют межбрыжеечным камерам. У некоторых родов наблюдается сужение зооида между парами щупалец с каждой стороны осевых брыжеек и направляющих щупалец. Это придает им вид разделения на трех зооидов с двумя щупальцами на каждого, одного с ртом и двух без рта; и поскольку только безротовые части несут гонады на единственной осевой брыжейке, они были названы "гастрозооидами" и "гонозооидами" соответственно. Однако это не следует рассматривать как случай истинного диморфизма, поскольку полости так называемых гастрозоид и гонозоид непрерывны.

Антипатарии широко распространены почти во всех больших морях мира. Некоторые виды обитают на мелководье в тропиках, но большинство из них обитает на глубине от пятидесяти до пятисот морских саженей. Род *Balanus* встречается только на огромных глубинах от 1070 до 2900 морских саженей. Образцы *Cirripathes spiralis*, *Antipathella gracilis* других видов недавно были получены на глубоководье у западного побережья Ирландии,^[424] но это единственные антипатарии, которые, как известно, встречаются на территории Великобритании.

Очень простое строение Антипатии обычно приписывают дегенерации. С этой точки зрения Antipathidae только с шестью полными брыжейками являются наиболее модифицированными, тогда как Leiopathidae с двенадцатью брыжейками более тесно связаны с предковыми формами, и *Gephyra dohrnii* (см. стр. 382) является звеном, соединяющим отряд с Actiniaria.

Однако нет оснований предполагать, что *гефиры* особым образом связаны с этим отрядом, и, как недавно указал Рул,^[425] простое строение зооидов Antipathidea легче объяснить, если рассматривать их как примитивные формы.

Gerardia (стр. 406) из Средиземноморья образует роговой осевой скелет, подобный скелету Antipathidea, но этот род, вероятно, относится к зоантидам.

Семейство. 1. Antipathidae.—В этом семействе зооиды имеют шесть щупалец и шесть или десять брыжеек. Он включает почти все известные роды, такие как *Stichopathes*, *Cirripathes*,

Antipathes, *Antipathella*, *Cladopathes* и *Bathypathes*. *Шизопати* и их союзники, обитающие в глубоководье, являются формами, которые Брук считает диморфными.

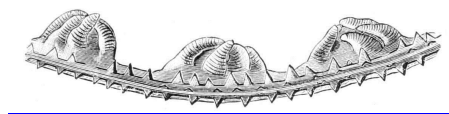


Рис. 178.— Часть ветви *Antipathes ternatensis*, показывающая три зооида и роговую ось, усеянную шипоподобными выступами. (After Schultze.)

Семейство 2. Leioopathidae.—Это семейство включает единственный род *Leioopathes* из Средиземного моря. Он отличается от других наличием двенадцати брыжеек.

Семейство 3. Dendrobrachiidae.—Это семейство также состоит из одного рода, *Dendrobrachia*, обитающего на глубине 400 морских саженей в Южной Атлантике. Он отличается наличием перистых втягивающихся щупалец.

Отряд VI. Cerianthidea.

В этот отряд входят замечательные морские анемоны, называемые *Cerianthus*. Два из этих видов были отнесены к отдельным родам, но, по-видимому, они не имеют более чем субродового ранга. *Цериантус* имеет длинное цилиндрическое тело с двойной короной из многочисленных длинных щупалец на ротовой оконечности и сужающихся к тупому концу или закругленных на аборальной оконечности.

Существуют многочисленные брыжейки, число которых увеличивается за счет добавления двусторонних пар, возникающих только в вентральном межбрыжеечном пространстве на протяжении большей части, если не всей, жизни зооида. Правая брыжейка каждой молодой пары всегда более развита, чем левая, так что создается впечатление, что брыжейки возникают попеременно справа и слева. Ни одна из брыжеек не имеет заметных полос втягивающих мышц. Движения тела осуществляются толстой полосой продольных волокон, лежащих между эктодермой и мезоглеей в стенке тела.

Отсутствие или очень слабое развитие мышц на брыжейках затрудняет распознавание гомологов протокнемий других зоантарий у взрослого человека. Однако из данных эмбриологии представляется несомненным, что шесть дорсальных пар брыжеек представляют протокнемы (рис. 163, з, стр. [368](#)), а остальные - метакнемы.

На стомодее имеется единственный длинный глубокий сифоноглиф, который, вероятно, расположен дорсально.

В каждом межбрыжеечном пространстве есть по два щупальца, одно из которых краевое, а другое околоротовое. Гонады располагаются на чередующихся брыжейках, и как яйцеклетки, так и сперматозоиды вырабатываются одним и тем же индивидуумом.

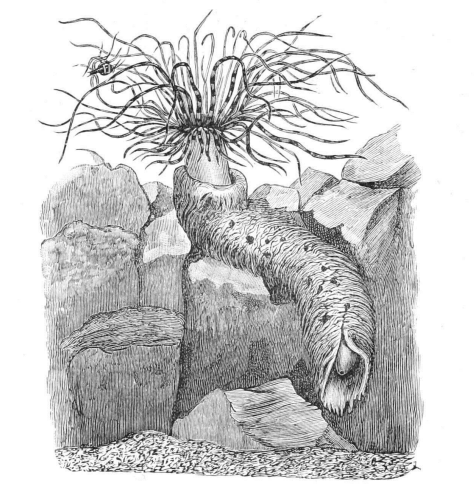


Рис. 179.—*Cerianthus membranaceus*. Окраска розовая, щупальца кольчатые, розово-коричневые. Около 35 см. в длину. (В честь Андреса.)

Эктодерма *Cerianthus* примечательна огромным количеством нематоцист и железистых клеток. Последние выделяют некоторое количество слизи, которая связывает нити выделяющихся нематоцист в липкую ткань, и это удерживает частицы песка и грязи, образуя в целом длинную трубку, в которой животное свободно передвигается. Эта трубка часто бывает значительной толщины. Она жесткая и упорная, гладкая внутри, но неровная и грязная снаружи. Часто она во много раз превышает длину тела животного.

Эмбрион *Cerianthus* высвобождается до завершения сегментации и дает начало плавающей пелагической личинке, известной как *Arachnactis*. У него разное количество щупалец и брыжеек в зависимости от его возраста, но когда он достигает размера около 15 мм. в длину он имеет развитые признаки, достаточные для определения его положения как цериантиды.

Род *Cerianthus*, по-видимому, широко распространен. *C. membranaceus* является обычным видом в Средиземном море, но более мелкий вид был описан Серфонтеном из Неаполя под названием *C. oligopodus*. *C. americanus* встречается на восточных побережьях Северной Америки. Британским и североевропейским видом является *C. lloydii*, но другой вид, *C. vogti*, был обнаружен на глубине 498 морских саженей в Северном море. *C. nobilis* - гигантский вид, который, как предполагается, достигает около 1 фута в длину в полном виде, из Торресова пролива.

C. bathymetricus из Мозли, помещенный Андресом в род *Bathyanthus*, представляет собой вид небольшого размера (25 мм.), добытый "Челленджером" с глубины 2750 морских саженей в Северной Атлантике. У него замечательное продолжение устья в кишечнополостную кишку в виде мешка, в котором находилась пища. Мозли описал вид *Cerianthus* длиной 6

дюймов, обитающий на коралловом рифе в Зебу на Филиппинах, полностью раскрывшийся под тропическим солнцем.

Было описано несколько видов личинок *наукообразных*. Из них *Arachnactis lloydii*, несомненно, является личинкой *C. lloydii*. Взрослые формы *Arachnactis albida* с различных станций в Атлантическом океане и *Arachnactis americana* неизвестны. Личинка *Cerianthus membranaceus* была названа *Dianthea nobilisi* характеризуется большой длиной колонны, общей непрозрачностью всех частей тела и преждевременным появлением срединного краевого щупальца. Значительное количество замечательных пелагических личинок было описано ван Бенеденом^[426] из Атлантического океана и предварительно отнесено им к пяти различным родам. Взрослые формы этих личинок неизвестны, но они, вероятно, являются представителями этого отряда.

ГЛАВА XV

КТЕНОФОРА

Гребенчатые - шаровидные, лопастные, наперстковидные или ленточноподобные животные, обычно очень прозрачные и студенистые по структуре. Они исключительно морские и встречаются плавающими на поверхности моря или вблизи нее.

Хотя их обычно относят к кишечнополостным, некоторые авторы считают, что они имеют более тесное сходство с поликладчатыми турбелляриями (см. Том II, стр. 7). Однако они не согласны ни с одним из этих разделений по своим основным признакам, и единственный способ указать и подчеркнуть их уникальное положение - это выделить их в отдельный тип.

Они отличаются от всех кишечнополостных отсутствием нематоцист и наличием в процессе развития определенного мезобласта. Признаком, от которого они получили свое название, *Stenophora*, является наличие на поверхности полос плавательных пластинок. Пластинки называются "гребнями" (κτεῖς, быт. κτενός = гребень) или "гребенчатые пластинки". Они встречаются у всех родов, включенных в тип, за исключением *Coeloplana* (рис. 183, с. [422](#)).

Другой особенностью всех гребенчатых (за исключением *Beroidae*) является наличие на определенном этапе истории жизни двух длинных и чрезвычайно сократительных щупалец. В центре аборальной области тела также находится хорошо развитый орган чувств (статоциста).

Гребневики отличаются от турбеллярий наличием гребней и двух длинных щупалец, положением и относительной важностью статоцисты и, за исключением *Coeloplana*, общими признаками пищеварительного канала.

Форма. Некоторые гребневики имеют коническую или сферическую форму, но на полюсе, где расположен рот (рис. 180, *М*), имеется небольшой конический выступ, а на

противоположном полюсе, где расположен орган чувств, небольшое углубление (*Ab*). У других боковые стороны тела вытянуты в пару крыловидных лопастей (*Lobata*), а тело значительно уплощено или сжато (рис. 181). Цестоидеи имеют длинную уплощенную лентообразную форму (рис. 182), а платиктенеи (рис. 183) уплощены в ороральной оси и демонстрируют хорошо заметное различие между дорсальной и вентральной поверхностями. По форме *Beroe* напоминает полый конус или наперсток.

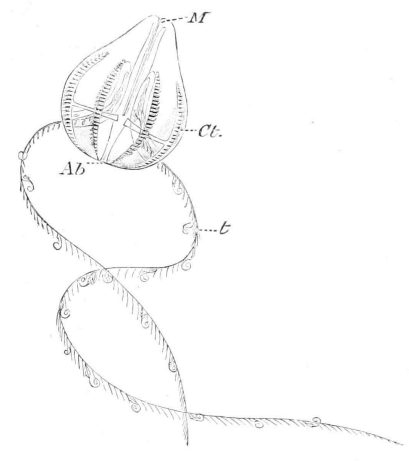


Рис. 180.—*Гормифора плюмозная*. *Ab*, положение аборального органа чувств; *ct*, ребро гребенчатых пластинок; *M*, рот; *t*, щупальце с двумя видами ушных раковин. (Вслед за Чуном.)

Гребенчатые пластинки. У многих гребневиков можно проследить восемь линий, подобных линиям долготы на земном шаре, от области органа чувств до основания ротовой полости, или гипостомы. По ходу этих линий расположены гребенчатые пластинки. У некоторых видов они простираются вдоль большей части этих линий долготы, но у других они более ограничены. Та часть линии, на которой расположены пластинки, называется "ребром" или "костой". Эти пластинки или гребни образуют основные органы передвижения гребневиков. Они состоят из ряда ресничек, сросшихся у основания (см. стр. 141), образуя пластинку, но свободных на конце, где они образуют гребнеобразный край. Они попеременно приподнимаются за счет быстрого сократительного действия, а затем снова медленно опускаются. Пластины последовательно поднимаются от аборального до ротового конца каждого ребра, и вид, придаваемый полосам у живого животного, представляет собой серию волн, идущих вниз по линиям долготы от сенсорной области к рту. Эффект этих ритмичных движений гребней заключается в том, чтобы медленно вести животное по воде ротовым конусом вперед. У некоторых гребневиков косточки флуоресцируют.^[427]

Щупальца.—У всех гребневиков, за исключением *Beroidea* и взрослых особей *Lobata* и *Cestoidea*, имеется единственная пара щупалец. Они прикреплены к основанию глухой воронкообразной ямы, которая открывается наружу недалеко от экватора тела животного. Ямы находятся на противоположных сторонах тела, и плоскость, проходящая через них обе по вертикали, делит тело примерно на равные части. Она называется "щупальцевой" или "поперечной" плоскостью (рис. 180). Плоскость под прямым углом к ней, которая также проходит через рот и статоцисту, называется "сагиттальной" плоскостью.

Щупальца твердые, а у *Cydippidae* - значительной длины. В течение жизни они обычно вытянуты и тянутся за животным, когда оно продвигается по воде. Но они чрезвычайно способны к сокращению, и когда животное встревожено, они внезапно прячутся в укрытие щупальцевых ямок. Каждое щупальце обычно имеет ряд коротких ушных раковин.

Поверхности щупалец и их ушных раковин переполнены замечательными клетками, которые несут маленькие шарики адгезивного секрета и называются клейкими клетками или "коллобластами". Эти клетки прилипают к любому инородному телу, к которому прикасаются, и могут быть вытянуты на некоторое расстояние от щупальца, но они остаются прикрепленными к нему длинной спиральной нитью, которая разматывается по мере вытягивания клетки. Хотя коллобласты выполняют функцию захвата добычи, аналогичную функции нематоцист кишечнорастворимых, они являются настоящими клетками животных и, следовательно, не гомологичны нематоцистам, которые являются клеточными продуктами книдобластов.^[428]

Lobata и Cestoidea проходят стадию развития, называемую Cydippiform или стадией *Mertensia*, когда они обладают единственной парой длинных щупалец, похожих на описанные выше. Во взрослом состоянии, однако, эти щупальца отсутствуют, и их функции выполняются многочисленными маленькими вспомогательными щупальцами или чентиллой, расположенными рядами по определенным линиям вдоль стенки тела.

Орган чувств. На абсорбальном полюсе гребенофора находится твердое гранулированное известковое тело, "статоцит". Оно поддерживается четырьмя пучками сросшихся ресничек и обычно покрыта куполом нежной протоплазматической текстуры, который, как полагают, образуется в результате слияния ресничек. Купол, окружающий статоцит, называется "статоцистом".

Поддерживающая статоцисту круглая или овальная область мерцательного эпителия, которая, как обычно предполагается, но при недостаточных доказательствах, обладает особой сенсорной функцией. От этой области в сагиттальной плоскости отходят две полосы мерцательного эпителия, называемые "полярными полями".

Абсорбальный орган чувств гребенчатых - один из наиболее характерных органов типа. Абсорбальный полюс медуз кишечнорастворимых обычно лишен какой-либо особой модификации эктодермы колокольчика, а у рода тиарид *Stomatoca* маленькая кисточка на абсорбальном полюсе медузы ни в коем случае не может рассматриваться как гомолог органа чувств гребенофора. Если абсорбальный орган чувств гребневики можно сравнить с таковым у любой другой группы животных, то это была бы статоциста многих турбеллярий, например, у *Convoluta*, но гораздо более удовлетворительно рассматривать его как орган, присущий гребневики и не имеющий истинного родства ни с одним органом чувств, обнаруженным у других животных.

Пищеварительный канал. Устье Cydippiform ктенофоров открывается в мешковидную камеру, называемую "стомодеом", сплюснутую в сагиттальной плоскости и простирающуюся от ротового полюса до центра тела. Устья переходят в камеру, сплюснутую в поперечной плоскости, называемую "воронкой". От лунки в направлении абсорбального полюса проходит узкая трубка, называемая "кишечником", а от ее конца четыре короткие трубки отходят к краям полярных полей в том месте, где эти поля соединяются с сенсорной областью. Две или, в некоторых случаях, все четыре из этих трубочек открываются наружу; но они, по-видимому, не служат для выброса непереваренных частей пищи, которые обычно попадают наружу через рот, как у кишечнорастворимых и турбеллярий.

От боковых концов воронки четыре пары трубочек проходят в экваториальную область тела, где каждая из них присоединяется к продольному сосуду, который проходит непосредственно под эпителием, поддерживающим ребра. Они называются продольными, или "субреберными" каналами. От воронки также проходит единственная пара слепых каналов, "парагастральных каналов", по одному с каждой стороны устья, которые заканчиваются в ротовом конусе.

В Lobata парагастральные каналы сообщаются с продольными каналами под поперечными ребрами,^[429] и направляют длинные слепые отростки в доли. У цестоидей расположение каналов значительно изменено в соответствии с потребностями лентовидного тела. У Beroidea парагастральный и продольный каналы сообщаются периферической сетью каналов, а у Platystenea также есть сеть каналов, но без каких-либо определенных продольных сосудов.

Половые органы.—Большинство гребневиков, несомненно, гермафродиты, но Уилли не смог обнаружить яйцеклетки в некоторых из своих образцов *гребневиков*, которые производили сперматозоиды. У Cydippidea яйцеклетки образуются на одной стороне продольного канала, а сперматозоиды - на другой. Таким образом, каждый продольный канал выполняет функции гермафродитной железы. Когда половые клетки созревают, они попадают в лунку и выводятся через рот. У *гребневой кости* имеются определенные и прямые мужские половые протоки.

При выбросе яйцеклетки становятся очень маленькими и в морской воде подвергаются полной сегментации. Развитие Cydippidea действительно прямое, но есть пройденная стадия, на которой щупальца относительно очень заметны и расположены близко к аборальному полюсу, и эта стадия сильно отличается по внешнему виду от взрослой особи. Однако у Lobata и Cestoidea существует определенная личиночная стадия, имеющая общий вид *мертензии*, и на этой стадии формируются и высвобождаются оплодотворенные яйца и сперматозоиды.

Распространение.—Гребневики встречаются на поверхности почти всех морей, и многие роды имеют космополитическое распространение. Некоторые виды Lobata, Cestoidea и Platystenea чаще встречаются в более теплых регионах мира. *Pleurobrachia pileus*, *Bolina infundibulum*, *Beroe ovata* и *B. cucumis* встречаются у берегов Великобритании.

Большая часть гребенчатых отростков имеет размер от 5 до 20 мм. в диаметре, но *Beroe* достигает длины 90 мм., *Eucharis multicornis* высотой 250 мм., а *Cestus veneris* был найден не менее чем в 1½ метрах от одного конца до другого.

Гребневики обычно передвигаются косяками, и в случае с *Beroe cucumis* и *Eucharis multicornis* косяки могут быть очень большими. *Pleurobrachia pileus* у берегов Великобритании часто встречается в конце сезона (июль) группами изолированных особей; но в июне они собираются небольшими косяками, плавая так близко друг к другу, что за очень короткий промежуток времени заглушают буксирную сеть.

КЛАСС I. ЩУПАЛЬЦЕОБРАЗНЫЕ

Гребневик снабжен парой щупалец только на личиночной стадии или как на личиночной, так и на взрослой.

Отряд I. Cydippidea.

Этот отряд включает ряд сферических или овальных гребневиков с парой щупалец, которые на взрослой стадии втягиваются в глубокие щупальцевые ямки.

Семейство 1. Mertensiidae.—Тело сжато в поперечной плоскости, и ребра на поперечных участках длиннее, чем на сагиттальных. Семейство включает род *Euchlora*, который встречается в Средиземном море и в северной части Атлантического океана. У *харистефана* есть только две огромные гребенчатые пластинки в каждом из продольных трактов. Эти пластины настолько широки, что почти сходятся с боков, образуя два непрерывных кольца вокруг тела животного. Этот род встречается в Средиземноморье, но несколько экземпляров также были добыты в Атлантике.

У *Тинерфе* тело почти цилиндрическое, по бокам аборального полюса имеется пара почковидных вздутий. Он имеет бледно-голубой цвет и обитает в Гвинейском и южно-экваториальном течениях Атлантического океана.

Название *Mertensia* было дано нескольким формам, которые, несомненно, являются молодыми стадиями родов, принадлежащих к Lobata, но Чун сохраняет название *M. ovum* для вида, который очень распространен в арктических течениях Северной Атлантики.

Семейство 2. Callianiridae.—На аборальном полюсе находятся два или четыре крыловидных отростка, в которые входят продольные каналы. У *Callianira* два таких отростка расположены в поперечной плоскости, а у *Lophoctenia* их четыре. *Каллианира* встречается в Средиземном море и Атлантике от арктических до антарктических вод.

Семейство 3. Pleurobrachiidae.—Тело почти сферической формы, восемь ребер одинаковой длины.

Это семейство включает род *Pleurobrachia*, у которого ребра простираются на значительное расстояние вдоль линий долготы сферического тела, но не достигают ни ротовой, ни аборальной областей. *P. pileus* является самым распространенным британским гребенофором и может быть найден на косяках в мае, июне и июле у поверхности моря или выброшен на песок во время отлива. Широко распространен в водах Северной Атлантики. У *P. rhodopis* из Средиземноморья ребра несколько короче, чем у *P. pileus*. Недавно были описаны два новых вида с Малайского архипелага, [\[430\]](#) *Hormiphora* (рис. 180, с. [413](#)) отличается от *Pleurobrachia* гораздо более короткими ребрами и наличием двух видов ушных раковин на щупальцах: обычных и других, гораздо более крупных и иногда пальчатых по характеру. Этот род распространен по всему миру.

У *Lampetia* и *Euplokamis* тело более цилиндрической формы, чем у представителей других родов, но ребра и расположенные ниже продольные каналы простираются до края аборального поля. Оба этих рода встречаются в Средиземноморье, но *лампетия* также встречается на Малайском архипелаге.

Порядок II. Лопастные.

Тело значительно уплощено в поперечной плоскости, а сагиттальные области расширены в виде двух широких перистомиальных долей. Оральные концы областей между поперечным и сагиттальным ребрами расширяются, образуя четыре створки, называемые "ушными раковинами". У взрослой формы нет ни щупалец, ни щупальцевых влагалищ обычного вида; но многочисленные чечевички, сходные в некоторых отношениях с ушными раковинами щупалец других гребневиков, образуют бахрому по краю ушных раковин и перистомы. Единственная пара длинных, нитевидных, не втягивающихся щупалец возникает по бокам перистомии у *Eucharis multicornis*. Эти щупальца не имеют влагалищ и не несут ушных раковин. Вероятно, они не гомологичны таковым у других гребневиков.

Признаки, разделяющие семейства Lobata, заключаются главным образом в различном размере, форме и положении перистомиальных долей и ушных раковин. У Lesueuriidae перистомиальные доли зачаточные; у других семейств они умеренно или очень большие. У Bolinidae ушные раковины короткие, но у большинства других семейств они длинные и лентовидные. В *Евхарисе* они могут быть закручены по спирали в состоянии покоя.

Изменения внешней формы, наблюдаемые у лопастных, сопровождаются некоторыми изменениями внутренней структуры. Среди них, пожалуй, наиболее интересным является сообщение между поперечным продольным и парагастральным каналами, а также длинные извитые трубки, отходящие к перистомиальным долям через сагиттальные продольные каналы. Очень мало известно об истории жизни и развитии большинства Lobata, но Чун показал, что у *Eucharis* и *Bolina* существует личиночная стадия, напоминающая сосцевидную, на которой образуются зрелые яйцеклетки и сперматозоиды. За этим следует период бесплодия, но когда взрослые признаки развиваются, они снова становятся половозрелыми. Этой серии сексуальных феноменов дано название "Диссогония".

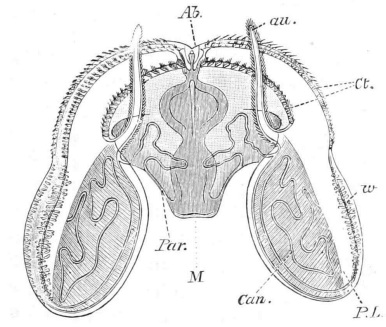


Рис. 181.—*Ocyroe crystallina*. Ab - аборальный орган чувств; au - ушная раковина; Cap - дивертикул парагастрального канала, переходящий в перистомальную долю; Ct - ребра; M - рот; Par - парагастральный канал, выходящий наружу и соединяющийся с одним из поперечных подреберных каналов; P.L. - перистомальная доля; w - бородавчатые бугорки на доле. (В честь Майера.)

Отряд насчитывает всего пятнадцать родов, но обычно их объединяют в следующие восемь семейств:—

1. Lesueuriidae. Лесуэрии.
2. Болиниды. Болины, *Bolinopsis*.
3. Дейопеи. Дейопея.
4. Eurhamphaeidae. Eurhamphaea.

5. **Эухариды.** *Эухариды.*

6. **Мнемииды.** *Мнемия, мнемиопсис.*

7. **Калиммиды.** *Калимма.*

8. **Ocyroidae.** *Ocyroe.*

Большинство этих гребневигов встречается в теплых и тропических морях; но *болина* иногда встречается в Плимуте в мае месяце, на западном побережье Ирландии и на других станциях на британском побережье. *Эухарис* считается одним из самых красивых представителей этого типа. Стая крупных особей *E. multicornis* длиной в несколько миль была встречена Планктонной экспедицией в южном экваториальном течении Атлантики в сентябре месяце.

Отряд III. Цестоидеи.

В этом порядке тело настолько сжимается в поперечной плоскости и вытягивается в сагиттальной, что приобретает форму длинной узкой полосы. Щупальцевые оболочки присутствуют, но у взрослого человека щупальца дегенерируют. Функции щупалец выполняют многочисленные чентиллы, расположенные в длинных бороздках, проходящих по всей длине ротовой стороны лентообразного тела. Поперечные ребра редуцированы; сагиттальные ребра проходят вдоль всей аборальной стороны.

Семейство. Cestidae.— Это единственное семейство отряда. *Венерный цестус*, пояс Венеры Средиземного моря, также встречается в Атлантическом океане, а экземпляры, принадлежащие к тому же роду, но, вероятно, к другому виду, встречаются даже на севере Белого моря. Некоторые из более крупных экземпляров значительно превышают 1 метр в длину.

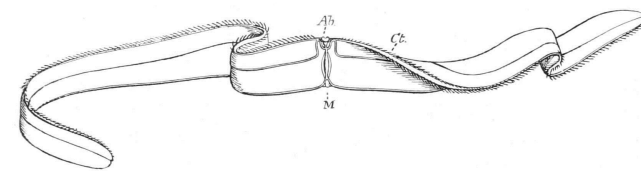


Рис. 182.—*Цестус пектеналис*. *Ab* - аборальный орган чувств; *Ct* - сагиттальные ребра; *M* - рот. (В честь Бигелоу.)

C. pectenalis был найден в изобилии у берегов одного из Мальдивских островов [\[431\]](#) и отличается от *C. veneris* наличием большого и заметного оранжевого пятна на каждом конце тела. Говорят, что он чрезвычайно грациозен в воде, движется медленными, похожими на ленту волнами и сияет на солнце фиолетовыми переливами. *Вексиллум*, обитающий в Средиземном море и на Канарских островах, имеет более заостренные конечности, чем *цестус*, и отличается от него некоторыми важными анатомическими особенностями.

Порядок IV. Платиктенея.

Этот отряд был образован для двух замечательных родов, у которых ороапикальная ось настолько уменьшена, что можно различить отчетливые дорсальную и вентральную поверхности.

Имеется единственная пара длинных молочно-белых щупалец, способных полностью втягиваться в щупальцевые оболочки.

Семейство 1. Гребневидные (Ctenoplanidae).—*Ctenoplana* была обнаружена Коротневым в 1886 году плавающей вместе с планктоном у берегов Суматры. В 1896 году Уилли [\[432\]](#) обнаружил четыре экземпляра на кости каракатицы, плавающей у берегов Новой Гвинеи. Этим авторам мы обязаны единственными опубликованными описаниями этого животного.

Когда *гребневик* стелется по дну посуды или спинной стороной вниз по поверхностной пленке воды, он имеет форму сплющенного диска с выемкой с каждой стороны. На верхней, или спинной, поверхности можно увидеть восемь коротких рядов гребенчатых пластинок, а в положении, соответствующем двум выемкам на краю тела, расположены две оболочки, из которых выступают длинные перистые щупальца. Точно в центре дорсальной поверхности расположен статолит, поддерживаемый жесткими отростками из соседних клеток; и, образуя кольцо вокруг статолита, имеется ряд коротких реснитчатых щупалец. Однако при тщательном исследовании этих щупалец у живого животного обнаруживается, что они расположены двумя наборами примерно по девять в каждом, разделенных узкими промежутками с каждой стороны, причем промежутки соответствуют положению оси, проходящей через щупальца.

Когда животное плавает, оно принимает форму шлема, опуская боковые части тела наподобие пары клапанов на оси щупалец, а затем в игру вступают гребенчатые пластинки, которые вызывают поступательные движения животных. Перистые щупальца непрозрачно-белого цвета и имеют своеобразные змеевидные движения. В настоящее время очень мало известно о многих деталях внутренней анатомии, но есть один момент, представляющий значительный теоретический интерес, а именно, наличие определенных мужских половых протоков.

Три образца доктора Уилли были окрашены зеленым пигментом, в то время как его четвертый образец и единственный образец Коротнева были окрашены красным пигментом. Еще предстоит определить, имеют ли различия, наблюдаемые в отдельных образцах, особую ценность.

Семейство 2. Целопланиды.—*Целоплана* первоначально была обнаружена Ковалевским в Красном море, но недавно была обнаружена Эбботтом [\[433\]](#) на побережье Японии.

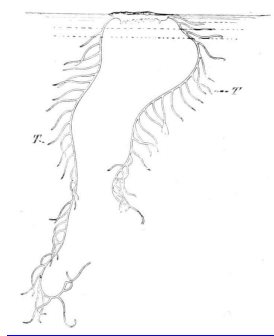


Рис. 183.—*Целоплана мицукури*, плавающая на поверхности моря спинной стороной вниз. Т, Т, щупальца расширились.

(Вслед за Эбботтом.)

Японские виды встречаются главным образом на покрывающих корку водорослях, *зостере*, *мелобезии* и др., на которые они очень похожи по цвету. Красноморские виды, по словам Ковалевского, покрыты реснитками по всему телу, но японские виды покрыты реснитками только на брюшной поверхности. Как и у *Ctenoplana*, тело *целопланы* представляет собой

сплюснутый диск с выемками на каждом конце оси щупалец, когда она ползает; но *Целоплана* не плавает и ни в коем случае не принимает форму шлема. Щупальца очень длинные и мелово-белого цвета. Они могут втягиваться в щупальцевые оболочки. Когда животное возбуждено, оно выбрасывает все щупальца в облаке белых нитей, "и наблюдать за тем, как оно в такой момент выпускает и втягивает щупальца, двигаясь вдоль стенки аквариума подобно боевому кораблю в действии, поистине замечательное зрелище".^[434] На спинной стороне тела есть ряд отростков, которые называются спинными щупальцами. Статолит очень мал и не окружен сенсорными отростками, как у *Ctenoplana*. Гребенчатых пластинок нет. Окраска японского вида алая или карминово-красная и грязно-коричневая или коричневато-желтая. Они от 1 до 2 сантиметров в диаметре.

КЛАСС II. NUDA

Гребневик без щупалец.

Семейство. Beroidae.—*Beroe*, единственный род этого семейства и класса, отличается от других гребневиков несколькими важными особенностями. Щупалец нет, а устье настолько большое, что по форме напоминает наперсток с умеренно толстыми стенками. Воронка маленькая. Парагастральный и продольный каналы дают начало многочисленным разветвлениям, которые образуют сеть, распределенную по всей поверхности тела. Статолит не защищен куполом, а полярные области окаймлены рядом маленьких ветвящихся сосочков. Восемь ребер тянутся почти по всей длине тела. *Бероз* почти космополит и часто встречается на поверхности моря в большом количестве. *B. ovata* встречается у Шетландских островов, Гебридских островов и западного побережья Ирландии, но редко встречается на восточном побережье Британских островов и в проливе Ла-Манш. В Валенсии он обычен в августе и сентябре и иногда достигает больших размеров - 90 мм. в длину на 50 мм. в ширину. Обычно она бледно-розового цвета.

ПРИДАТОК ГРЕБНЕВИКА

Hydroctena salenskii недавно был обнаружен Давыдовым^[435] плавающим с планктоном у острова Сапаруа на Малайском архипелаге. Утверждается, что он является связующим звеном между гребневиками и медузами Hydrozoa.

По внешним признакам он похож на одного из Narcomedusae, имеющего прозрачный желеобразный колокольчик с широким раструбом, защищенным велюмом (рис. 184, V). Есть только два простых, но прочных щупальца (*t*), снабженных щупальцевидными влагалищами, но вставленных с противоположных сторон колокольчика — не по краю, а, как у гребенофора, на уровне, недалеко удаленном от аборального полюса. На аборальном полюсе имеется крошечная пора, окруженная высоким мерцательным эпителием, содержащим оранжевый пигмент. Он ведет в короткий глухой канал, который заканчивается ампулой, несущей два статолита, поддерживаемых эластичными отростками ампулярного эпителия.

Полость под зонтиком простирается примерно на половину высоты колокола. Рот (*M*), который открывается в эту полость, ведет в широкую полость, от которой отходят короткий слепой канал сбоку от каждого щупальца и прямая трубка, ведущая прямо к статоцисте, где она также заканчивается слепо. На краю зонтика отсутствуют радиальные каналы и

кольцевой канал. Гребенчатых пластинок также нет. В отсутствие какой-либо информации, касающейся положения половых желез, характера эпителия щупалец и развития, мы не вправе рассматривать *Hydroctena* ни как гребневик, ни как связующее звено между гребневиком и гидромедузами. Его можно рассматривать просто как медузу *Craspedote*, вероятно, относящуюся к *Narcomedusae*, с замечательным отклоняющимся от нормы органом чувств.

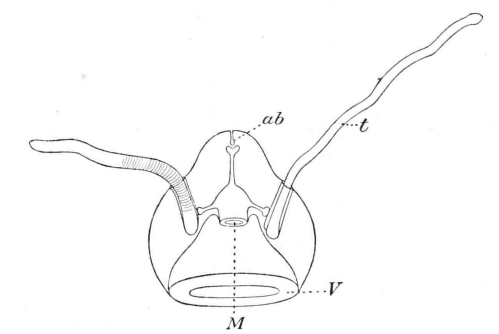


Рис. 184.—*Гидроктена саленского*. *ab*, аборальный орган; *M*, манубрий; *t*, щупальце; *V*, слизистая оболочка. (После Давыдова.)

ИГЛОКОЖИЕ

Э. В. Макбрайд, магистр, ФРАНЦИЯ.

Бывший сотрудник Колледжа Святого Иоанна,
профессор зоологии в Университете Макгилла, Монреаль.

ГЛАВА XVI

ИГЛОКОЖИЕ—ВВЕДЕНИЕ—КЛАССИФИКАЦИЯ—АНАТОМИЯ МОРСКОЙ ЗВЕЗДЫ—СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ASTEROIDEA

Название Иголокожие^[436] буквально означает "покрытые колючей кожей" и, таким образом, выдвигает на первый план одну очень заметную особенность большинства животных, принадлежащих к этому типу. Все они, правда, не обладают шипами; но, за одним или двумя сомнительными исключениями, у всех есть известковые пластинки, встроенные в кожу, и эти пластинки во многих случаях выталкивают выступы, которые поднимают кожу на соответствующие возвышения, которые называются шипами. Шипы, как и другие пластинки, находятся внутри кожи, и говорить об иголокожем, живущем в своем панцире, как мы говорим об Улитке, является серьезной ошибкой. Раковина моллюска, по сути, представляет собой секрет, выделяемый из кожи, и, таким образом, полностью находится вне настоящих живых частей; но пластинки и шипы иголокожих можно сравнить с нашими

собственными костями, которые глубоко погружены в плоть. Отсюда название *косточка* (маленькая косточка) используется для обозначения этих органов.

Помимо наличия этих шипов, иглокожие характеризуются фундаментальной радиальной симметрией в своей организации. Основные органы тела повторяются и расположены подобно спицам колеса вокруг центральной оси, вместо того чтобы, как, например, у Chaetopoda, располагаться друг за другом продольными рядами.

В дополнение к этим поразительным особенностям иглокожие обладают чрезвычайно интересной внутренней организацией, занимая в этом отношении почти точное промежуточное положение между кишечнополостными и высшими беспозвоночными. Как и у многих последних, у иглокожих есть задний проход, то есть второе отверстие в пищеварительный канал, через которое отторгается неперевариваемый материал; подобно им, у них также есть тело - полость, или целома, окружающая пищеварительный канал, — из слизистой оболочки которого развиваются половые клетки. С другой стороны, нет ни определенной системы кровообращения, ни какого-либо специализированного органа выделения, а нервная система не проявляет концентрации, которую можно было бы назвать мозгом, и, более того, находится в тесной связи с кожей. Во всех этих аспектах иглокожие напоминают кишечнополостных.

Одной из наиболее характерных особенностей внутренней анатомии иглокожих является наличие своеобразного ряда органов, известных под общим названием водно-сосудистая система или **гидроцеле**. На самом деле это особый отдел кишечника, или полости тела, который принимает форму кольцеобразного канала, охватывающего рот, от которого отходят длинные радиальные каналы, обычно в количестве пяти, идущие к более периферическим частям тела.^[437] Каждый радиальный канал несет двойной ряд боковых ответвлений, которые раздвигают кожу так, что выглядят как придатки тела. Эти придатки известны как щупальца или трубчатые ножки; они выполняют как сенсорную, так и дыхательную функцию и часто вдобавок, как указывает название **трубчатая ножка**, помогают передвигаться. В качестве общего термина для обозначения этих придатков, который должен применяться во всех случаях независимо от их функции, было предложено название **подиум**, которое будет использоваться здесь. Система каналов, во многом напоминающая водно-сосудистую систему, встречается у брахиопод, гефиреев и многозубых, но особенностью иглокожих является то, что она постоянно заполнена жидкостью. Из кольцевого канала в промежутке (или **интеррадиусе**) между двумя радиальными каналами выделяется вертикальный канал, называемый **каменным каналом**, который сообщается с внешней поверхностью с помощью ситообразной пластины, **мадрепорита**, пронизанной мелкими каналами. Эти каналы и сам каменный канал выстланы мощными ресничками, которые создают сильный внутренний ток и постоянно наполняют водно-сосудистую систему морской водой.

К этому типу относятся знакомые морские звезды и ежи, которые в защищенных местах встречаются между отметками прилива; хрупкие звездочки и морские огурцы, которых можно выловить ниже отметки отлива, и, наконец, красивые перистые звездочки, сравнительно немного видов которых сохранилось до сих пор, хотя огромные пласты известняка состоят из остатков ископаемых перистых звездочек.

Говорят, что один вид морского огурца (*Synapta similis*)^[438] проникает в солоноватую воду в мангровых болотах тропиков; но, за этим исключением, весь тип является морским.

Несколько видов могут переносить частичное воздействие воздуха, когда их обнажает отступающий прилив, но подавляющее большинство обитает только ниже отметки отлива, а значительное количество обитает в самых глубоких уголках океана.

Их распространение, без сомнения, частично определяется пищей, поскольку ряд видов строго ограничен окрестностями берега. С другой стороны, поскольку очень большое количество видов обитает на слое ила, пропитанного останками животных, который образует поверхностный слой отложений, покрывающих морское дно, неудивительно узнать, что многие из них имеют чрезвычайно широкий ареал, поскольку эти отложения очень широко распространены. Другим не менее важным фактором, определяющим распределение, является волновое возмущение, и удивительно узнать, на какую глубину оно простирается. У западного побережья Ирландии большая волна буквально разбивается о подводную скалу на глубине 15 морских саженей под поверхностью. Вообще говоря, бесполезно искать иглокожих на открытом побережье, и те же виды, которые в защищенных водах Клайда обнажаются при низкой воде, должны быть извлечены на глубину от 20 до 30 морских саженей за пределами Плимутского пролива.

Обычного коллекционера эта группа привлекает главным образом регулярностью и красотой узоров, создаваемых радиальной симметрией, но ученому-зоологу они интересны со многих других точек зрения. Тем не менее, значительно отличаясь от высших беспозвоночных своей симметрией во взрослом состоянии, они в личиночном возрасте обладают выраженной двусторонней симметрией, а вторичное развитие радиальной симметрии представляет собой одну из самых замечательных историй жизни, известных в животном мире.

С другой стороны, благодаря наличию косточек иглокожие являются одной из немногих групп беспозвоночных, многочисленные останки которых находятся в окаменелом виде. Таким образом, пытаясь расшифровать прошлую историю жизни на основе летописи окаменелостей, необходимо обладать точными и подробными знаниями о скелетах иглокожих и их связи с мягкими частями тела. Наконец, внутренняя организация иглокожих проливает ценный свет на происхождение сложных систем органов, обнаруживаемых у высших животных.

Иглокожие делятся на два больших подтипа, которые, должно быть, очень рано отделились друг от друга. Это:—

(1) Элеутерозои,

(2) Пелматозоиды.^[439]

Подсемейство **Pelmatozoa**, к которому принадлежат живые перистые звездочки (**Crinoidea**) и большинство известных ископаемых видов, характеризуется наличием фиксирующего органа, расположенного в центре поверхности, противоположной рту, — так называемой аборальной поверхности. Обычно этот орган принимает форму членистого стебля, но у большинства современных видов это небольшой бугорок с пучком корневых отростков, называемый усиками. У другого подтипа, у **элеутерозоидов**, такого органа не обнаружено, и животные свободно разгуливают в течение своей взрослой жизни, хотя в течение короткого периода их личиночного существования они могут быть зафиксированы похожим на стебелек выступом, возникающим на *ротовой* поверхности.

ПОДСЕМЕЙСТВО I. ELEUTHEROZOA

В **элеутерозои** подразделяются на четыре основных класса, между которыми среди ныне живущих видов не обнаружено промежуточных форм, хотя промежуточные типы были обнаружены в ископаемом виде.

Четыре класса, на которые делятся элеутерозои, определяются следующим образом:—

(1) **Asteroidea** (Морская звезда). — Элеутерозоиды в форме "Звезды" или пятиугольной формы с пятью или более треугольными плечами, не резко отграниченными от центрального диска. Рот находится в центре одной поверхности, называемой из-за этого "оральной"; задний проход находится в центре противоположной поверхности, называемой "аборальной". Из рта по нижней поверхности каждой руки к ее кончику проходит бороздка, называемая "амбулакральной" бороздкой. Из амбулакральной бороздки выступают подиумы, или трубчатые ножки, органы движения и осязания животного.

(2) **Офиуроидеи** (Хрупкие звезды). Элеутерозои, у которых тело состоит из круглого диска с длинными червеобразными отростками, вставленными в бороздки на его нижней поверхности. Анального отверстия нет, а амбулакральные бороздки представлены закрытыми каналами. Подии - это просто органы чувств и дыхания, передвижение осуществляется мышечными толчками рук.

(3) **Эхиноидеи** (морские ежи). Элеутерозоиды шаровидной или дисковидной формы, у которых скелет образует компактную кирасу, за исключением небольшого расстояния вокруг рта (перистома) и вокруг заднего прохода (перипрокт). Амбулакральные бороздки представлены каналами, которые, подобно меридианам долготы на школьном глобусе, проходят от области рта к аборальному полюсу тела. Шипы крупные и подвижно сочленены с пластинками. Животные передвигаются с помощью подиумов и шипов или только с помощью последних. Задний проход обычно расположен на аборальном полюсе, но иногда смещен в сторону или даже на вентральную поверхность.

(4) **Holothuroidea** (Морские огурцы). Элеутерозои в форме сосисок, у которых скелет представлен только отдельными узелками карбоната кальция и у которых стенка тела сильно мускулистая. Рот и задний проход расположены на противоположных концах тела, а амбулакральные бороздки (представленные закрытыми каналами) проходят от области рта до области заднего прохода. Движение осуществляется с помощью подиума, которому способствуют червеобразные сокращения тела.

КЛАСС I. ASTEROIDEA^[440] (МОРСКИЕ ЗВЕЗДЫ)

Морские звезды получили свое название из-за их сходства по форме с общепринятым изображением звезды. Тело состоит из широких треугольных плеч (обычно их пять), которые сливаются в центре, образуя диск. Кожа мягкая и полупрозрачная, что позволяет легко обнаружить скелет; он состоит из сетки из стержней или пластин, между которыми остаются промежутки мягкой кожи. У живой морской звезды можно видеть, что многие из этих мягких местечек поднимаются вверх в виде пальцевидных выростов, которые называются "папулами" или "кожными жабрами", через тонкие стенки которых происходит активный обмен газами с окружающей водой, и животное получает таким образом кислород, необходимый для его дыхания.

В стенках тела очень мало и слабых мышечных волокон, а движения рук в целом очень медленные и ограничены по диапазону. Рот окружен перепончатой губой, от которой наружу отходят пять широких бороздок, по одной на нижней стороне каждой дужки. Они называются "амбулакральными бороздками". Каждая бороздка имеет Λ-образную форму, а ее стенки укреплены рядом стержнеобразных косточек, называемых "амбулакральными косточками".

Животное передвигается с помощью большого количества полупрозрачных щупалец, называемых "трубчатыми ножками" или "подиями", которые прикреплены к стенкам амбулакральных борозд.

Анатомия морской звезды.— В качестве введения к изучению анатомии не только морской звезды, но и иглокожих в целом, мы выбираем *Asterias rubens*, обычную морскую звезду британских побережий, которую во многих местах можно встретить на пляже вблизи отметки отлива.

Внешние особенности.—У этого вида (рис. 185) скелет представляет собой сеть палочковидных пластинок, оставляющих широкие ячейки между ними, сквозь которые выступает идеальный лес прозрачных папул. Из точек соединения стержней возникают короткие тупые шипы, окруженные толстыми подушечками кожи. Поверхности этих подушечек покрыты множеством беловатых пятнышек, которые при ближайшем рассмотрении оказываются имеющими форму крошечных щипчиков, каждый из которых состоит из двух подвижных лезвий, пересекающих друг друга снизу и шарнирно прикрепленных к основному участку. Эти своеобразные органы называются "педицелляриями" (рис. 186), и их функция заключается в поддержании чистоты животного путем захвата любых мельчайших организмов, которые попытаются поселиться на мягкой и нежной коже. При раздражении лопатки раскрываются, а затем сильно смыкаются и остаются закрытыми в течение длительного времени.^[441] Эти действия осуществляются соответствующими мышцами, прикрепляющими лопатки к базальной части.

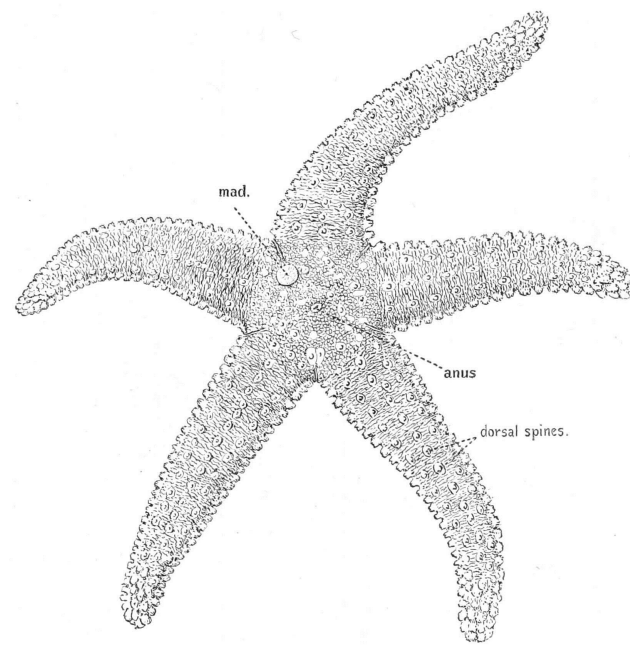


Рис. 185.—*Астериас Рубенс*, видимый с аборальной поверхности, $\times 1$. *mad*, madreporit.

Последняя косточка повышает надежность захвата, фиксируя нижние части каждого лезвия в одной вертикальной плоскости и предотвращая боковое скольжение, так что она служит той же цели, что и стержень в ножницах. Фактически, каждое лезвие входит в паз на боковой стороне этого изделия. Мышцы, закрывающие лопатки, отходят от нижних концов (ручек) лопаток и объединяются внизу, образуя общую мышечную цепочку, которая прикрепляет весь орган к одной из пластинок скелета. Попытке жертвы вырвать ножку сопротивляется сжатие этой нити, что, таким образом, приводит к более плотному захвату ножек. Для того чтобы лезвия могли раскрыться, их необходимо сначала поднять из пазов на прикорневой части - это осуществляется специальными подъемными мышцами. Раскрытие осуществляется мышцами, простирающимися от "ручки" одного лезвия к верхней части другого.

Среди папул между подушечками разбросаны другие педицеллярии большего размера, у которых лопасти не пересекаются друг с другом (рис. 186, Б).

В пространстве или "интеррадиусе" между двумя плечами, на аборальной поверхности, обнаруживается пуговицеобразная косточка. Он покрыт мелкими бороздками, и из-за предполагаемого сходства между ним и некоторыми формами кораллов получил название "мадрепорит" (рис. 185, *mad*). Днища канавок перфорированы капиллярными каналами, выстланными жгутиками, благодаря действию которых вода постоянно поступает в водно-сосудистую систему.

Задний проход расположен недалеко от центра верхней поверхности диска, но он настолько мал, что требует тщательного осмотра для определения его положения (рис. 185).

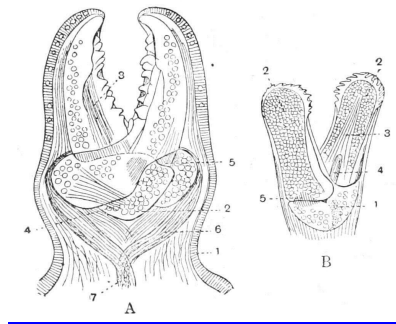


Рис. 186.—Вид педицеллярий *A. glacialis*. А, перекрещенная форма, × 100. 1, эктодерма, покрывающая весь орган; 2, базальная часть; 3, вспомогательная мышца, закрывающая лопатки; 4, мышца, поднимающая правую лопатку из желобка; 5, рукоятка левой лопатки; 6, мышцы, закрывающие лопатки и объединяющиеся в форму 7, мышечная цепочка, прикрепляющая педицеллярию к скелету. В, прямая форма, × 10. 1, Прикорневая часть; 2, лопатки; 3 и 4, мышцы, закрывающие лопатки; 5, мышцы, раскрывающие лопатки. (Из Куэно.)

На нижней стороне животного наиболее заметными особенностями являются пять амбулакральных борозд, которые расходятся от "перистомы", тонкой перепончатой области, окружающей центральный рот. Канавки заполнены трубчатыми ножками, которые плотно прижаты друг к другу и, по-видимому, расположены в четыре ряда.

Скелет. Стороны амбулакральных борозд укреплены стержнеобразными "амбулакральными косточками". К внешним концам их прикреплен набор более коротких стержней, называемых "адамбулакральными косточками", каждая из которых несет два или три стержневидных отростка, "адамбулакральных шипика", кожного покрова, на котором расположены многочисленные педицеллярии (рис. 187, Б). Когда животное раздражено, края бороздки сближаются, и эти шипы затем образуют решетку, покрывающую и защищающую нежные трубчатые ножки; многочисленные педицеллярии тогда находятся в таком положении, что делают его неприятным для любого злоумышленника. Закрытие бороздки осуществляется с помощью мощных мышц, соединяющих каждую амбулакральную косточку с другой. Существуют также более слабые мышцы, соединяющие эти пластины с их преемниками и предшественницами, которые позволяют сгибать руку вниз в вертикальной плоскости. Она приподнимается мышечной лентой, идущей вдоль спинной стенки целома до кончика руки.

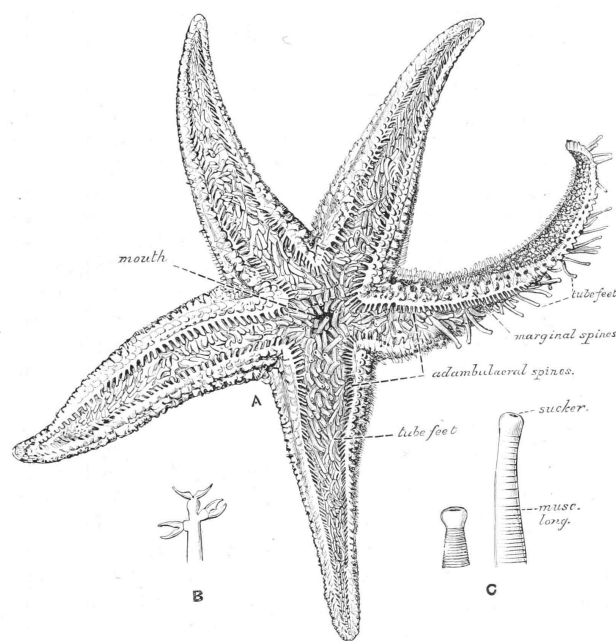


Рис. 187.—АА, Астериас рубенс, вид с поверхности рта, взятый у живого образца, $\times 1$. В, адамбулакральные отростки, на котором видны три прямые педицеллярии; С, трубчатая ножка расширилась и сократилась.....

Когда прослеживается ряд амбулакальных и адамбулакальных косточек внутрь по направлению ко рту, видно, что первая амбулакральная косточка плотно прилегает ко второй, но широко отделена от другой, оставаясь, однако, связанной с последней мощной приводящей мышцей. Вследствие разделения этой пары косточек каждая из них приводится в более тесный контакт с соответствующей косточкой в соседней лучевой кости, с которой она соединена мышцей, называемой отводящей. Первые амбулакральные бороздки в соседних радиусах также находятся в более тесном контакте и несут длинные шипы, которые, когда амбулакральные бороздки сужаются, выступают наподобие решетки над ртом. В отряде *Asteroidea*, к которому принадлежит *Asterias*, сами адамбулакраны не сильно выступают вперед, но во всех остальных случаях они образуют выступающие углы рта, так что отверстие рта приобретает звездообразную форму (рис. 211, с. 483).

За исключением случаев амбулакальной и адамбулакальной пластинок, в косточках скелета, которые, как уже упоминалось, образуют сетчатую структуру, можно обнаружить небольшое регулярное расположение. Однако, если руку разрезать и осмотреть изнутри, то будет видно, что край укреплен сверху и снизу очень толстыми, мощными пластинами, похожими на стержни. Они называются "надмаргинальными" и "нижнемаргинальными" косточками; снаружи их не видно, поскольку они покрыты толстым слоем стенки тела, содержащим другие пластинки меньшего размера (рис. 190, *marg*). Однако у многих родов они обнажены и образуют заметную окантовку на плече сверху и снизу. У многих родов также имеются три заметных ряда пластинок на тыльной стороне каждой руки, а именно. срединный ряд, называемый "кариналами" (*цар.*, рис. 191), и два боковых ряда, называемых "дорсо-латеральными" (*д.лат.*, рис. 191). Эти три ряда, с двумя рядами маргинальных костей, одной из амбулакальных костей и одной из адамбулакальных костей с каждой стороны (всего 11 рядов), составляют примитивный скелет руки и появляются первыми в развитии.

Структура всех этих элементов скелета одинакова. Их можно описать как каркасы из карбоната извести, пронизанные сетью ячеек, сросшихся друг с другом, с помощью которых был осажден карбонат извести. Матрикс, в котором лежат косточки, представляет собой

желеобразное вещество, пронизанное несколькими полосами волокон, которые соединяют различные стержни друг с другом. В свежем виде это желе почти жидкое, но при нагревании образует твердое соединение, возможно, родственное муцину, которое превращает лезвие бритвы.

Когда покрытие спины отсекается, **целома** is . Это просторная полость, которая, по-видимому, окружает пищеварительный канал и простирается в руки. Однако у него есть своя собственная стенка, которая называется "брюшина", как с внешней стороны, где он прилегает к коже, так и с внутренней стороны, где он соприкасается со стенкой пищеварительного канала. Наружная стенка называется "соматической брюшиной", и можно отсечь остальную часть стенки тела и оставить ее неповрежденной; внутренняя стенка, из-за ее тесной связи с пищеварительным каналом, называется "спланхической брюшиной". Эту стенку можно отличить только на микроскопических срезах от стенки пищеварительного канала, к которому она плотно прилегает.

Целома заполнена жидкостью, которая практически представляет собой морскую воду с небольшим количеством белкового вещества в растворе. Через тонкие стенки папул кислород поступает в эту жидкость, откуда он легко достигает внутренних органов, поскольку все они соприкасаются с какой-либо частью целомической стенки. Аналогичным образом CO_2 поглощается целомической жидкостью из всех частей тела и диффундирует через папулы в окружающую воду.

У Морской звезды нет определенных **почек**, которые избавляются от азотистых отходов. У большинства высших животных с хорошо развитым целомом было доказано, что почка является просто специализированной частью целома, и во многих случаях некоторые части целомической стенки все еще сохраняют свои выделительные функции, которыми, по-видимому, изначально обладало целое. У морских звезд и иглокожих в целом это примитивное положение дел все еще сохраняется. Из клеток, образующих целомическую стенку, клетки отпочковываются в жидкость, где они плавают. Эти клетки, судя по их движениям, называются амебоцитами. Если Морской звезде ввести такое вещество, как индиго-кармин, которое при введении в ткани высших животных выводится почками, вскоре после этого обнаруживается, что оно интенсивно поглощается амебоцитами. Позже они накапливаются в кожных жабрах, через тонкие стенки которых они пробиваются^[442] наружу, где они дегенерируют.

Целомудрие прорезано пятью складками, которые выступают внутрь от межрадиев. Эти складки называются "межрадиальными перегородками"; они укреплены известковым налетом, который, однако, недостаточно плотен, чтобы образовать пластинку. В одну из перегородок встроены осевая пазуха и каменный канал (см. Ниже). Эти перегородки следует рассматривать как области бокового сращения между плечами.

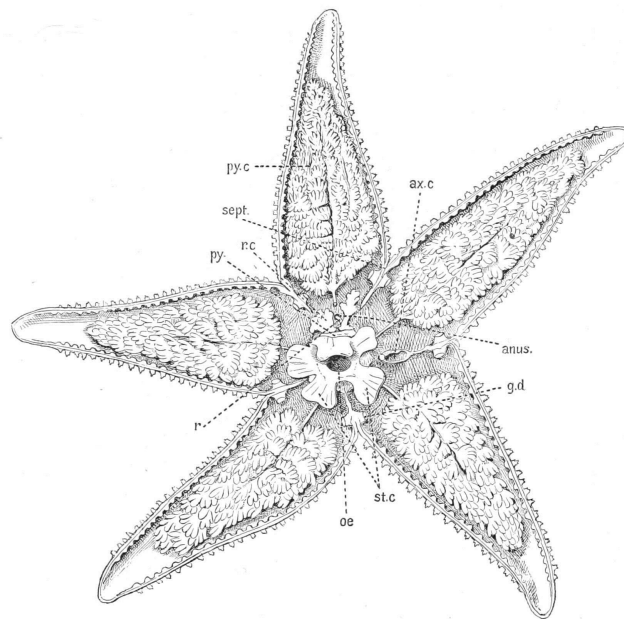
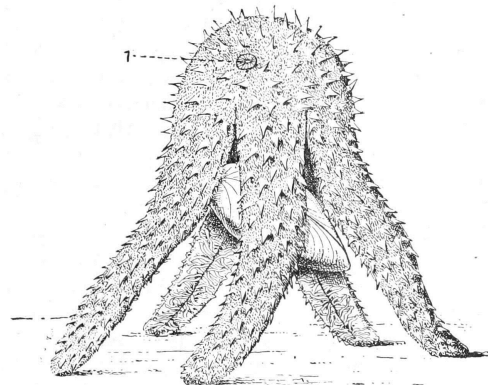


Рис. 188.—Вид верхней половины образца *Asterias rubens*, разделенного горизонтально на две половины. *ax.c*, осевой синус; *g.d.*, половой проток; *oe*, срезанный конец пищевода, узкая шейка желудка; *py*, пилорический мешок; *py.c*, пилорическая слепая кишка; *r*, прямая кишка; *r.c*, слепая кишка прямой кишки; *перегородка*, межрадиальная перегородка; *st.c*, доля желудка.

The **Пищеварительный канал** состоит из нескольких отдельных частей. Рот ведет через узкую шейку, называемую "пищеводом", в объемистый мешковатый мешок, называемый "желудком", который состоит из десяти коротких мешочков, по два выступающих в каждую руку. Желудок, в свою очередь, ведет широким отверстием в пятиугольный уплощенный мешок, "пилорический мешок", который находится над ним. Каждый угол пилорического мешка продолжается в трубку — так называемый "пилорический проток" - выходящий в руку, где он сразу же разветвляется на две вилки, каждая из которых окружена большим количеством маленьких мешочков и прикреплена к дорсальной стенке целома подвесными мембранными лентами, называемыми брыжейками. Эти десять разветвлений называются "пилорическими слепыми кишками"; они темно-зеленого цвета из-за пигмента в их стенке. За пилорическим мешком пищеварительный канал продолжается в виде тонкой "прямой кишки" до заднего прохода. Прямая кишка выделяет два маленьких разветвленных мешочка коричневого цвета, называемых "слепой кишкой прямой кишки". Эта сравнительно сложная форма пищеварительного тракта связана с характером пищи животного и методом, который оно использует для поимки своей добычи.



Любимая **пища**^[443] *Астерий* состоит из обычных прибрежных двустворчатых моллюсков, особенно мидий (*Mytilus edulis*). Однако нет такого животного, на которое он не напал бы, если бы ему посчастливилось поймать его. Морская звезда хватает свою добычу за трубчатые ножки и помещает ее прямо себе под рот, сложив над ней руки на манер зонтика. Мышцы, которые окружают руки и межпозвоночный диск в стенке тела, сокращаются, и давление, оказываемое таким образом на несжимаемую жидкость, содержащуюся в кишечнике, вытесняет тонкую перепончатую перистому и частично выворачивает желудок наизнанку. Вывернутый край желудка обхватывает добычу.

Вскоре двустворчатый моллюск вынужден расслабить свои мышцы и позволить клапанам раскрыться. Затем край желудка вставляется между клапанами и прикладывается непосредственно к мягким частям добычи, которые таким образом полностью перевариваются. Когда морская звезда уходит, от нее не остается ничего, кроме очищенной раковины. Если двустворчатый моллюск маленький, он может быть полностью принят в желудок, а пустая раковина позже выброшена через рот.

Долгое время оставалось загадкой, каким образом двустворчатый моллюск был вынужден открыться. Шименц^[444], однако, показал, что, когда морская звезда сворачивается зонтикообразной формой над добычей, она удерживается на субстрате с помощью трубчатых ножек дистальных частей рук, в то время как с помощью трубчатых ножек, принадлежащих центральным частям, она раздвигает клапаны основным усилием. Он экспериментально показал: (1) что, хотя двустворчатый моллюск может сопротивляться внезапному рывку весом 4000 граммов, он выдержит продолжительный рывок весом 900 граммов; (2) что морская звезда может выдерживать рывок весом 1350 граммов.; (3) морская звезда не может открыть двустворчатую моллюску, если ей не позволить приподняться в виде горба, так что тяга центральных трубчатых ножек происходит под прямым углом к добыче. Морская звезда, заключенная между двумя стеклянными пластинами, весь день ходила, неся с собой двустворчатую моллюску, которую она не могла открыть.

Обнаружено, что слизистая оболочка желудка в значительной степени состоит из клеток, образующих слизь, которые набухают крупными каплями слизи или какого-либо подобного вещества. Раньше предполагалось, что это вещество оказывало какое-то ядовитое действие на добычу и парализовывало ее, но исследования Шименца показывают, что это неверно. Если, когда *Asterias* пожирает двустворчатого моллюска, ему предложить другого, он откроет его, но не переварит, и жертва не проявляет никаких признаков травмы, но вскоре выздоравливает. Клетки, образующие стенки пилорического мешка и его придатков, представляют собой высокие узкие цилиндрические клетки, заполненные гранулами, которые, по-видимому, имеют природу пищеварительной закваски. Это вещество попадает в желудок и переваривает захваченную добычу.

Очень небольшое количество вещества попадает в прямую кишку и выходит через задний проход, поскольку пищеварительные способности Морских звезд очень развиты. Слепая кишка прямой кишки выстлана клетками, которые выделяют из целомической жидкости коричневое вещество, по всей вероятности, экскременты, от которых избавляется задний проход.

По окончании приема пищи желудок возвращается на прежнее место благодаря действию пяти пар мышц-ретракторов, по одной паре из которых берут начало от верхней поверхности амбулакральных косточек в каждом плече и доходят до стенки желудка, куда они и вводятся (рис. 190, *справа*).

Трубчатые ножки, которые являются одновременно двигательным аппаратом и основными органами чувств морских звезд, являются придатками той особой системы трубок, известной как **водно-сосудистая система**, которая образовалась из части целома, отрезанной от остальной части в процессе развития животного. Эта система, как уже упоминалось, состоит из (1) узкого "кольцевого канала", окружающего рот и лежащего на внутренней поверхности перепончатой перистомы; (2) радиального канала, выходящего из кольцевого канала и проходящего вдоль нижней поверхности каждого плеча чуть выше амбулакральной бороздки; (3) вертикального канала камня, идущего от мадрепорита вниз и открывающегося в кольцевой канал в промежутке между двумя рукавами. Мадрепорит снаружи покрыт бороздками, выстланными длинными ресничками, и пронизан узкими каналами чрезмерно мелкого калибра, стенки которых также выстланы мощными ресничками. Большинство из этих узких каналов открываются ниже в главный собирающий канал, канал камней, но некоторые открываются в отдел целома, называемый осевой пазухой, с которым также канал камней сообщается боковым отверстием. Полость канала-каменя уменьшается за счет выростания из его стенок своеобразного Y-образного выступа, концы которого закручены сложным образом сами на себя (рис. 190, Б). Стенки канала состоят из слоя очень длинных узких клеток, несущих мощные жгутики, а снаружи - из корки известкового налета, который придает стенкам жесткость и дал название каменный канал.

Ножки-трубки снаружи покрыты эктодермой, внутри которой находится трубка, соединяющаяся с радиальным водно-сосудистым каналом. Этот последний выстлан уплощенными клетками, которые у очень молодых морских звезд удлинены в мышечные хвосты; у более старых животных эти хвосты отделяются в виде отдельного мышечного слоя, лежащего между эктодермой и клетками, выстилающими полость трубки. Ножка трубки продолжается внутрь в луковичу, называемую "ампулой", которая выступает в целомудрие руки и, как следствие, снаружи покрыта соматической брюшиной. Как раз там, где ампула переходит в собственно трубчатую ножку, орган проходит вниз между двумя мощными амбулакральными косточками, которые поддерживают амбулакральную бороздку, и немного ниже этого места короткий поперечный канал соединяет трубчатую ножку с радиальным каналом, который находится под этими косточками (рис. 191).

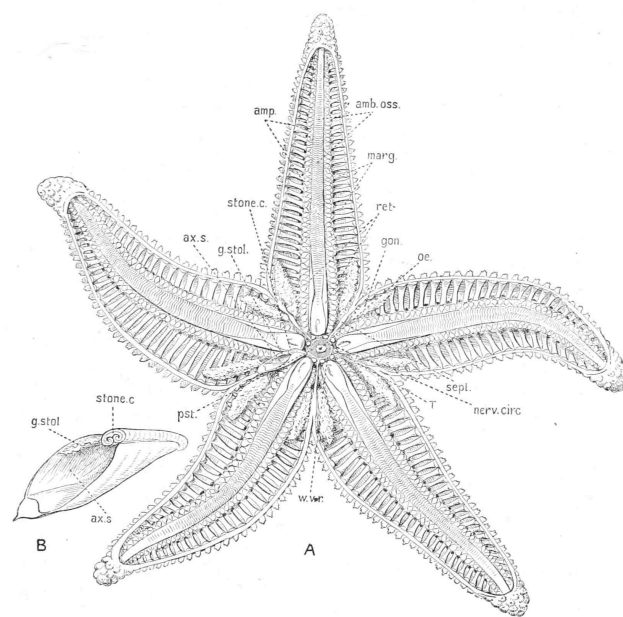


Рис. 190.—А, вид нижней половины образца *Астериаса рубенса*, которая была разделена горизонтально на две половины. Б, увеличенный вид аксиальной пазухи, канала камня и рассеченного генитального столона. *amb.oss*, амбулакральная косточка; *amp*, ампулы ножек труб; *ax.s*, аксиальный синус; *gon*, гонада; *g.stol*, генитальный стolon; *marg*, краевая косточка; *nerv.circ*, нервное кольцо; *oe*, срезанный конец пищевода; *pst*, перистоста; *ret*, втягивающая мышца желудка; *sepi*, межрадиальная перегородка; *камень с*, канал камня; *T*, тело Тидеманна; *w.v.r*, водно-сосудистый кольцевой канал. Таким образом, ножки трубки на самом деле представляют собой двойной ряд боковых ответвлений радиального канала. Внешний вид расположения в четыре ряда обусловлен тем фактом, что поперечные каналы, соединяющие их с радиальным каналом, попеременно длиннее и короче, чтобы освободить место для большего количества ножек трубки на данной длине рычага. Каждая трубчатая ножка заканчивается круглым диском со слегка утолщенным краем. Радиальный канал заканчивается придатком в форме пальца, называемым срединным щупальцем, у основания которого находится глаз.

Принцип действия этой сложной системы следующий: —Когда ножка трубки должна быть растянута, ампула сжимается и направляет жидкость вниз. Сокращение ампулы вызывается мышцами, проходящими по кругу вокруг нее. Таким образом, ножка трубки растягивается, и ее широкий приплюснутый конец соприкасается с поверхностью камня, по которому она движется, и плотно прижимается к ней. Мышцы самой трубчатой ножки, расположенные в продольном направлении, теперь начинают действовать, и давление воды препятствует отрыву присоски от объекта, к которому она прилипла, морская звезда медленно вытягивается вперед, в то время как жидкость из трубчатой ножки стекает обратно в ампулу.

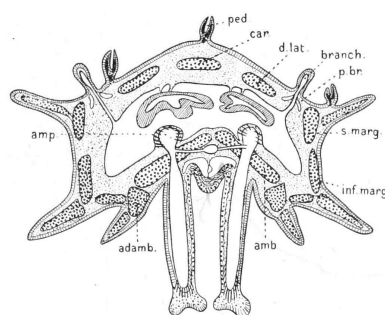


Рис. 191.— Схематическое поперечное сечение руки Морской звезды. *adamb*, адамбулакральная косточка; *amb*, амбулакральная косточка; *amp*, ампула ножки трубки; *ветвь*, папула; *car*, кильная пластинка; *d.lat*, дорсо-латеральная пластинка; *inf.marg*, нижнемаргинальная пластинка; *p.br*, перибранхиальное пространство; *ножка*, педицеллярия; *s.marg*, надкраевая пластинка. Нервный гребень между основаниями трубчатых ножек и два перигемальных канала над этим гребнем показаны на рисунке, но не обозначены буквами.

Если бы каждая трубка-ножка была практически водонепроницаемой, то каждая из них была бы полностью независима от всех остальных, и было бы нелегко предположить причину наличия сложной системы радиальных каналов и каменных каналов. Однако как раз в том месте, где поперечный канал, ведущий от радиального канала, входит в трубчатую ножку, имеется пара клапанов, которые открываются внутрь и позволяют жидкости проходить из радиального канала в трубчатую ножку, но препятствуют ее выходу наружу в обратном направлении. Наличие этих клапанов делает вероятным, что ножка трубки не совсем водонепроницаема; что, когда она растягивается под давлением, создаваемым сокращением мышц ампулы, некоторое количество жидкости выходит через проницаемые стенки; и что понесенная таким образом потеря восполняется поступлением свежей жидкости из радиального канала. Радиальный канал, в свою очередь, вытекает из кольцевого канала, а этот последний снабжается каналом камня, реснички которого поддерживают постоянный внутренний ток.

В жидкости, содержащейся в водно-сосудистой системе, как и в целомической жидкости, плавают амебоциты. Они производятся в коротких мешочках кольцевого канала, числом девять, которые названы в честь их первооткрывателя "телами Тидемана" (рис. 190, Т). От клеток, выстилающих их, отпочковываются амебоциты.

The **Нервная система** морских звезд находится в очень интересном состоянии. Существенной характеристикой всех нервных систем является наличие "нейрона", клетки, изначально принадлежащей к эпителию, но которая обычно опускается ниже уровня других клеток и находится среди их оснований. Этот тип клеток обладает круглым телом, переходящим в одном направлении в длинный прямой отросток, "аксон", в то время как в другом он может иметь несколько корневидных отростков, или "дендритов", которые могут отходить от общего ствола, и в этом случае нейрон называется "биполярным". Аксон часто отличают как "нервное волокно" от круглого тела, которое называют "нервной клеткой". Это связано с тем, что долгое время не признавалось, что эти две структуры являются частями единого целого.

У основания эктодермы по всему телу Морской звезды можно обнаружить очень тонкое переплетение фибрилл; частично они связаны с расположенными среди них маленькими биполярными нейронами, а частично с изолированными чувствительными клетками, разбросанными среди обычных клеток эктодермы. Этот нервный слой, однако, очень сильно утолщен в определенных местах, так что эктодерма выступает в виде гребня. По одному такому гребню находится на вершине каждой амбулакральной бороздки, проходящей вдоль всей нижней поверхности руки и заканчивающейся подушечкой у основания срединного щупальца водно-сосудистой системы. Этот гребень называется лучевым нервным канатиком. Пять лучевых нервных тяжей объединены круглым тяжем, нервным кольцом, которое выглядит как утолщение на перистом пространстве, окружающем рот.

Органами чувств морских звезд являются главным образом диски трубчатых ножек. По краям их имеется особое скопление клеток чувств; в других местах, например, в коже спины,

обнаруживаются только изолированные клетки чувств, и говорить об органе чувств становится невозможным.

Продолжение лучевого нервного канатика выходит наружу вдоль одной стороны каждой ножки трубки. Об этом часто говорят как о "педальном нерве", но термин "нерв" должным образом сохраняется для обозначения простого пучка аксонов, такого, какой мы находим у высших животных, тогда как упомянутая структура содержит тела нервных клеток, а также их выросты или клеточные волокна и, следовательно, является продолжением нервного канатика.

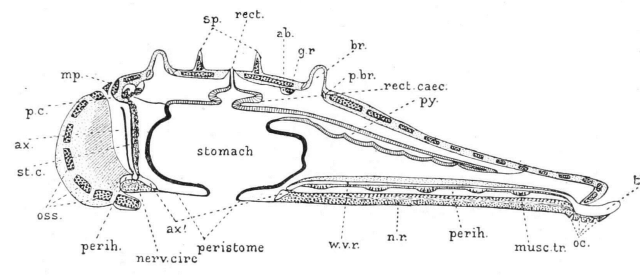


Рис. 192.— Схематический продольный разрез молодого Астероида, проходящий через кончик одного рукава и середину противоположного интеррадиуса. Эта диаграмма обобщена из раздела *Asterina gibbosa*. *ab*, абсорбальная пазуха; *ax*, аксиальная пазуха; *ax¹*, базальное расширение аксиальной пазухи, образующее внутренний перигемальный кольцевой канал; *br*, бранхия = жабра = папула; *g.r*, генитальный радикулит; *mp*, мадрепорит; *musc.tr*, мышца, соединяющая пару амбулакральных косточек; *nerv.circ*, нервное кольцо; *nerv.r*, лучевой нерв-канатик; *oc*, глазная впадина; *oss*, косточки в коже; *p.br*, перибранхиальный синус; *p.c*, поровой канал; *perih* (справа), перигемальный радиальный канал, (слева), наружный перигемальный кольцевой канал; *py*, пилорическая слепая кишка; *rect*, прямая кишка; *rect.caec*, слепая кишка прямой кишки; *sp*, шипы; *st.c*, канал камня; *t*, срединное щупальце завершающий лучевой канал; *ж.в.р.*, водно-сосудистый лучевой канал. Генитальный столон (не отмечен контрольной линией) виден как неправильная полоса, сопровождающая канал камня, его верхний конец выступает в небольшой закрытый мешочек, также без опознавательных знаков, который является *правой* гидроцеле, или мадрепорическим пузырьком.

У основания концевого щупальца лучевой нервный канатик заканчивается подушечкой. Эта подушечка называется "глазом", так как она окружена большим количеством чашевидных кармашков эктодермы. Каждый карман выстлан частично клетками, содержащими ярко-оранжевый пигмент, а частично зрительными клетками, каждая из которых заканчивается маленьким прозрачным стержнем, выступающим в полость ямки (рис. 193, А, *vis.r*). Ямка, по-видимому, закрыта тонким листком кутикулы, выделяемой самыми поверхностными клетками.

Открытая нервная система и простые органы чувств, которыми обладает морская звезда, превосходно подходят для целей физиологического эксперимента, и поэтому морские звезды были любимыми "*corpora vilia*" у многих физиологов.

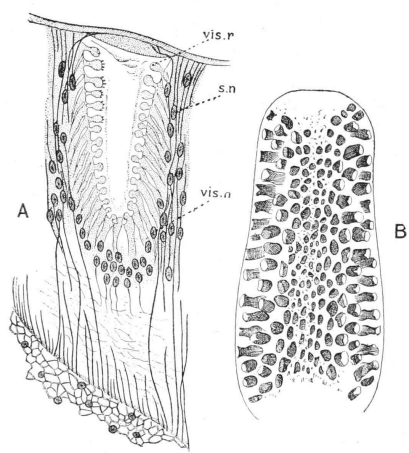


Рис. 193.—А, продольный разрез единственной глазной впадины *Астерий*. *s.n*, ядро опорной клетки; *vis.n*, ядро зрительной клетки; *vis.r*, зрительный стержень. Б, вид конечного щупальца с разбросанными по нему глазницами. (В честь Пфеффера.)

Светочувствительную функцию глаза легко продемонстрировать. Если поместить несколько морских звезд в темный аквариум, освещаемый только узким лучом света, то через некоторое время будет обнаружено, что они собрались в пространстве, достигаемом лучом света.^[445] Если удалить все средние щупальца, кроме одного, это все равно будет иметь место; однако, если удалить их все, морская звезда проявит безразличие к свету.

Если нижнюю поверхность морской звезды раздражить электрическим током, или раскаленной иглой, или каплей кислоты, трубчатые ножки пораженного участка будут сильно втянуты, и это раздражение передастся по педальным нервам к лучевому нервному канатику, в результате чего в конечном итоге все трубчатые ножки в канавке будут втянуты, а канавка закроется под действием поперечной мышцы, соединяющей каждую амбулакральную косточку с другими. С другой стороны, если раздражить спину морской звезды, это может вызвать сокращение трубчатых ножек, если раздражение будет сильным, но за этим последуют активные попеременные расширения и сокращения, одним словом, попытки двигаться. Прейер^[446] подвешивая морскую звезду брюшной поверхностью вверх с помощью небольшой цинковой пластины, к которой была прикреплена веревочка, проходящая через отверстие, просверленное в спине, и через рот, вызывал движения такого рода, которые длились часами. Раздражение спинки вызывает также активность местных педицеллярий, которые широко открывают свои створки, а затем с треском закрывают их в попытке схватить агрессора.

Неповрежденная морская звезда при движении следует определенному направлению, одна рука обычно направлена вперед, но это может быть любая из пяти. Трубчатые стопы этой руки направлены вперед, когда они вытянуты, за счет слегка неравномерного сокращения продольных мышц противоположных сторон стопы, которое сохраняется даже тогда, когда сокращаются круговые мышцы ампулы. Таким образом, можно сказать, что они качаются параллельно длинной оси руки. Трубчатые ножки других рук помогают в движении и, следовательно, качаются наклонно относительно длинной оси руки, к которой они принадлежат, хотя они движутся параллельно общему направлению, в котором движется Морская звезда. Изменение направления движения трубчатых лап приведет к изменению направления движения животного в целом. Если теперь перерезать соединение каждого лучевого нервного канатика с нервным кольцом, каждая рука будет действовать как отдельная морская звезда и будет двигать своими трубчатыми лапками без привязки к

движению лапок в других руках, так что животное будет тянуться сначала в одну сторону, а затем в другую в зависимости от того, преобладает ли влияние сначала одной руки, а затем другой. Точно так же, когда Морскую звезду кладут на спину, она выпрямляется за счет совместного действия трубчатых ножек всех рук, вытягивая их как можно шире, причем те, которые первыми зацепляются, используются в качестве оси вращения. Однако, если перерезаны лучевые нервные волокна, каждая рука пытается выпрямиться сама, и только случайно усилия одной руки настолько преобладают, что переворачивают все животное. Из этих экспериментов ясно, что нервное кольцо действует как координатор движений Морской звезды, то есть как ее мозг.

Если взять поперечный разрез руки морской звезды (рис. 191), то будет видно, что между V-образным гребнем, составляющим лучевой нервный канатик, и радиальным водно-сосудистым каналом есть два канала, лежащих бок о бок и отделенных друг от друга вертикальной перегородкой. Эти каналы представляют собой не просто щели в веществе стенки тела, а имеют четко очерченную стенку из уплощенных клеток. По причинам, которые будут объяснены ниже, они называются **перигемальными каналами**, и они открываются в кольцевой канал, называемый "внешним перигемальным кольцом", расположенный непосредственно под водно-сосудистым кольцевым каналом (рис. 192, *перих*). Эти каналы берут начало в виде отростков из целома. Из их верхних стенок развиваются мышцы, которые соединяют пары амбулакральных косточек и закрывают желобок, а также те, которые соединяют каждую косточку с ее приемницей и предшественницей и помогают поднимать или опускать кончик руки.

У большинства высших животных отростки многих ганглиозных клеток соединены вместе в пучки, называемые "двигательными нервами", которые можно проследить до контакта с мышцами, и, таким образом, можно ясно видеть путь, по которому проходит раздражитель, чтобы вызвать движение. В случае с Морской звездой невозможно разглядеть таких четко очерченных нервов, и поэтому интересно, когда в исключительных случаях можно проследить пути, по которым раздражители передаются к мышцам. Это может быть сделано в случае с мышцами, упомянутыми выше. Принимая во внимание, что они происходят из дорсальных стенок перигемальных каналов, ганглиозные клетки развиваются из вентральных стенок этих каналов, которые находятся в тесном контакте с нервным канатиком, так что нервная система морских звезд частично эктодермического и частично целомического происхождения. Стимулы, достигающие эктодермальных ганглиозных клеток, передаются ими в нервную часть стенки перигемального канала, а от нее - в мышечную часть того же слоя клеток.

Помимо радиальных перигемальных каналов и соединяющего их наружного перигемального кольца, в стенке тела имеется несколько других трубчатых отростков целома. Это:—

(1) "Внутренний перигемальный канал", кольцевой канал, находящийся в тесном контакте с внутренней стороной наружного перигемального канала (рис. 192, *ax*¹).

(2) "Аксиальная пазуха" (*ax*) - широкий вертикальный канал, встроенный в стенку тела снаружи каменного канала. Этот канал открывается во внутренний перигемальный канал снизу; выше он открывается в несколько поровых каналов и в канал камня. Отделение осевого синуса от остальной части целома является остатком слабо выраженной метамерии у личинки.

(3) "мадрепорический пузырь", закрытый мешочек, расположенный в дорсальной стенке тела прямо под мадрепоритом. Этот мешочек по своей истории развития личинки, по-видимому, является рудиментарным аналогом водно-сосудистой системы, поскольку этот орган в соответствии с общей двусторонней симметрией личинки сначала парный. В него проецируется особый отросток генитального столона.

(4) "Аборальный синус" (рис. 192, *ab*), трубка, встроенная в дорсальную стенку тела, проходящая горизонтально вокруг диска. Аборальный синус окружает шейку половых органов (см. стр. [452](#)) и отходит в каждую руку по две ветви, концы которых раздуваются так, что окружают половые органы. Это не имеет никакой связи с аксиальной пазухой, хотя Людвиг часто утверждал обратное.^[447]

(5) "перибранхиальные пространства", круглые пространства, которые окружают базальные части папул (рис. 192, *p.br*).

Помимо этого, Хаманн^[448] и другие авторы описали наличие больших неровных пространств в стенке тела, но по разным причинам, и особенно потому, что у них нет определенной стенки, они кажутся не более чем разрывами, вызванными выделением газа CO₂ в процессе декальцинации, которой должны подвергнуться ткани морской звезды, прежде чем их можно будет легко разрезать.

Вопрос о том, есть ли у Морских звезд **кровеносная система** или нет, имеет интересную историю. Следует помнить, что изучение строения иглокожих было впервые предпринято анатомами человека, которые подошли к предмету, проникнутые идеей, что представители всех систем органов, обнаруженных у человека, будут обнаружены и у низших животных. Таким образом, перигемальные каналы первоначально были описаны как кровеносные сосуды. Позже Людвиг^[449] обнаружил нити сильно окрашивающего материала, проходящие по каждой перегородке, разделяющей два перигемальных канала руки. Каждую из этих радиальных нитей можно было проследить в соединении с кольцевой нитью, расположенной между наружным и внутренним перигемальными кольцевыми каналами. Эта круглая нить снова соединялась с коричневым дольчатым органом, лежащим в стенке аксиальной пазухи, а он, в свою очередь, соединялся своим верхним концом с круглым шнуром из пигментированного материала, прикрепляющимся к дорсальной стенке целома (фактически находящимся внутри аборальной пазухи), от которого можно было проследить ответвления к генеративным органам. Людвиг пришел к выводу, что он, наконец, обнаружил настоящие кровеносные сосуды, хотя тот факт, что радиальные нити и оральная кольцевая нить сильно впитывали нейтральный кармин, а вертикальные и аборальные нити были пигментированы, представлял собой очень слабую основу для такого вывода. Цвет, очевидно, привлекал воображение, и, несомненно, верно, что "плазма" или кровяная жидкость других животных часто сильно впитывает пятна.

Нити были соответственно названы "радиальными кровеносными сосудами", "оральным кровеносным кольцом", "аборальным кровеносным кольцом"; а коричневая вертикальная нить была названа "сердцем", хотя никакого кровообращения или пульсаций никогда не наблюдалось. Когда более поздние исследования выявили тот факт, что так называемое сердце было практически сплошным, термин "центральное кровеносное сплетение" был заменен термином "сердце", хотя оно по-прежнему рассматривалось как центральный орган системы. Название "перигемальные" было дано пространствам, названным так потому, что они окружали предполагаемые кровеносные сосуды.

Чтобы прийти к удовлетворительному заключению по этому вопросу, необходимо прийти к некоторому общему представлению о фундаментальной природе и функции кровеносных сосудов в целом. Исследования, проведенные на различных группах животных, таких как кольчатые черви, моллюски, ракообразные, позвоночные, показывают, что на раннем этапе развития между пищеварительным каналом и эктодермой остается значительное пространство, заполненное более или менее жидким желе. В эту полость, так называемую "первичную полость тела" или "архикоэль", проникают амебоциты, отпочковавшиеся от эктодермы или энтодермы, или от того и другого вместе. В этом желе с содержащимися в нем амебоцитами можно обнаружить общий зачаток как соединительной ткани, так и кровеносной системы. Сходство архикоэлы и ее содержимого с желе медузы слишком очевидно, чтобы требовать особого внимания, и поэтому можно утверждать, что у кишечнополостных обнаружена ткань, которая не является ни кровеносной системой, ни соединительной тканью, но является предшественницей того и другого.

У высших животных по мере развития желе подвергается дифференцировке, поскольку некоторые амебоциты становятся неподвижными и соединяются со своими псевдоподиями так, что образуют протоплазматическую сеть. Часть этой сети превращается в жесткие волокна, но часть каждой нити остается живой, и таким образом формируется соединительная ткань. В промежутках между сетчатыми волокнами находится полужидкое вещество (неизмененное желе), по которому перемещаются свободные блуждающие амебоциты. В других местах желе становится более жидким и образует плазму, или жидкость крови, в то время как амебоциты образуют кровяные тельца. Таким образом, кровеносная система возникает из областей архикоэлы, где волокна не выпадают в осадок.

Итак, у Морских звезд все вещество стенки тела, находящееся между эктодермой и целомическим эпителием, на самом деле представляет архикоэль. Образование волокон, правда, в определенной степени продолжалось, поскольку имеются переплетающиеся пучки волокон, но остались широкие сетки, в которых амебоциты все еще могут свободно перемещаться. Таким образом, за исключением скелета, ткани стенки тела Морской звезды не сильно развиты по сравнению с тканями медузы. Если что-то и можно сравнить с кровеносной системой высших животных, то это должны быть эти сетки в соединительной ткани. Из наблюдений, сделанных на других иглокожих, представляется вероятным, что цвет кожи обусловлен тем, что амебоциты, насыщенные пигментом, выходят наружу через желеобразную оболочку тела и распадаются там. Нити, которые Людвиг считает кровеносными сосудами, представляют собой специально модифицированные участки соединительной ткани, в которых волокна редки, в которых содержится большое количество амебоци и в которых "желе" легко окрашивается. Куэно^[450] предполагает, что они располагаются там, где образуются новые амебоциты; это вполне возможно, и в этом случае их следует сравнивать с селезенкой и другими лимфатическими органами позвоночных, а не с кровеносными сосудами.^[451]

Орган, рассматриваемый как сердце, однако, принадлежит к другой категории: на самом деле это первоначальное местонахождение **половых клеток**, и его следует назвать "генитальным столоном". Тщательные срезы показывают, что на своем верхнем конце он непрерывен нитью примитивных зародышевых клеток, которая находится внутри так называемого аборального кровеносного сосуда и называется "генитальным рахисом" (рис. 192, *рисунок*). Зародышевые клетки отличаются крупными ядрами и зернистой протоплазмой. Половые органы представляют собой лишь локальные выпуклости генитального стержня, и, судя по форме некоторых зародышевых клеток, считается весьма

вероятным, что примитивные зародышевые клетки блуждают по стержню и накапливаются в половых органах. Генитальный стержень сам по себе является выростом из генитального столона, и этот последний возникает как карманообразное вращение целома в стенку, отделяющую его от осевой пазухи; при полном формировании он выступает в это последнее пространство и, по-видимому, содержится в нем.

Не все клетки, образующие генитальный столон, становятся половыми клетками. Многие дегенерируют и превращаются в пигментные клетки, чему орган обязан своим коричневым цветом. У очень многих видов морских звезд многие клетки генитального стержня претерпевают аналогичную дегенерацию, и, следовательно, образуется очевидный аборальный кровеносный сосуд. Кроме того, шейка матки покрыта соединительной тканью, которая претерпела то, что мы можем назвать "лимфатической" модификацией, и это, за неимением лучшего названия, мы называем "аборальным" кровеносным кольцом.

Размер половых органов меняется в зависимости от сезона года; они имеют форму перышка и прикреплены к рахису гениталий своими основаниями, но свободно выступают в целомудрие руки. Исходя из их большого различия в размере, а также из формы некоторых клеток в генитальном стержне, Хаманн приходит к выводу, что с приближением каждого периода зрелости в стержне образуются новые зародышевые клетки, которые проникают в генитальный орган и там увеличиваются в размерах. Вероятно, что аборальный конец генитального столона является местом образования новых зародышевых клеток.

Таким образом, у морских звезд, как и у других животных с четко выраженным целомом, половые клетки в конечном счете происходят из стенки целома.

Половые протоки образуются в результате выхода зародышевых клеток наружу. Если вспомнить, что основным веществом стенки тела является полужидкое желе, этот процесс станет более понятным.

Когда яйцеклетки и сперматозоиды созревают, их просто выбрасывают в море, и там происходит оплодотворение. Процесс развития описан в главе XXI. Личиночный период свободного плавания длится около шести недель.

Описав с некоторой степенью полноты отдельный вид, мы должны теперь дать некоторый отчет о диапазоне изменений строения, встречающихся в группе.

Количество рук.—У подавляющего большинства морских звезд количество рук равно 5, но отклонения от этого правила встречаются не только как индивидуальные вариации, но и как характеристики видов, родов и даже семейств.

Число 5 редко уменьшается, но среди большой коллекции образцов *Asterina gibbosa*, принадлежащей автору, встречаются несколько особей с 4 лучами. Один из видов *Culcita*, *C. tetragona*, обычно имеет 4 луча.

С другой стороны, число 5 часто превышает. Семейства Heliasteridae и Brisingidae характеризуются наличием многочисленных (19-25) ветвей. В обычно 5-лучевом семействе Asteriidae *Пикноподии* имеют 22 ветви; а у Solasteridae роды *Rhipidaster* и *Solaster* характеризуются наличием 8 и 11-15 ветвей соответственно; в то время как у *Korethraster* и *Peribolaster* их всего 5. Обычная морская звезда залива Святого Лаврентия, *Asterias polaris*, имеет 6 лучей, в то время как большинство других видов того же рода имеют 5 лучей, хотя в качестве вариации часто встречаются 6 лучей.

У некоторых видов тот факт, что число ветвей превышает 5, по-видимому, связан со способностью к размножению путем поперечного деления. Так, Людвиг^[452] показал, что у *Asterias tenuispina* количество рук обычно равно 7, но иногда 5, 6 или 8, и что в большинстве случаев руки расположены двумя группами — одна состоит из маленьких рук, другая из больших.

Форма.—Помимо разного количества рук, различия в форме Морских звезд обусловлены двумя обстоятельствами:—

(1) отношение ширины к длине руки; и

(2) Степень сцепления между соседними плечами.

Сращивание может пойти так далеко, что животное приобретает форму пятиугольного диска. Так обстоит дело, например, в *Кульсите*. Тот факт, что тело этого животного на самом деле состоит из сросшихся рук, сразу становится очевидным, когда целомудрие вскрывают. Обнаружено, что это пространство разделено выступающими внутрь складками, называемыми межрадиальными перегородками, которые укреплены известковыми отложениями и представляют собой соединенные смежные стенки двух рукавов.

В семействе Heliasteridae взаимное сращивание ветвей сохранилось лишь в незначительной степени, поскольку межрадиальные перегородки все еще двойные.

Скелет.—Большинство схем классификации были основаны на скелете, в основном потому, что большее количество видов было исследовано только в высушенном состоянии, и мало что известно об их внутренней анатомии или привычках. Существует, однако, такое обоснование этой процедуры, что привычки и питание вида (за исключением *Paxillosa*),

которые наблюдались в условиях жизни, кажутся очень однородными, и что именно в отношении скелета Asteroidea, по-видимому, разделились на расходящиеся группы, приняв различные средства защиты от своих врагов.

Описание различных элементов скелета будет размещено в следующих разделах: —(a) Основной каркас; (b) Шипы; (c) Педицеллярии; (d) Амбулакральный скелет.

(a) **Основная структура.** Тип скелета, который поддерживает стенку тела *Астерий*, называется сетчатым. Как уже указывалось, он состоит из ряда стержней, соединенных между собой пучками волокон соединительной ткани таким образом, чтобы образовать сетку. Это очень распространенный тип аборального скелета, но у большого количества морских звезд встречается другой тип, состоящий из ряда пластинок, которые могут прилегать от края до края, оставляя между ними только узкие промежутки, как у *Zoroasteridae*, или которые могут располагаться наклонно (как у *Asterina*) так, что они переплетаются или перекрывают друг друга. У очень большого числа Asteroidea верхне- и нижнемаргинальные косточки представлены квадратными пластинками, даже когда остальная часть скелета сетчатая; это так называемая "фанерозональная" структура, термин "криптозональная" используется, когда края палочковидные и незаметные. В других случаях (*Ganeriidae*) весь скелет брюшной поверхности состоит из плотно прилегающих пластинок, в то время как аборальный скелет либо сетчатый, либо состоит из вкрапляющихся пластинок. Наконец, скелет может быть представлен только узелками, образующими основания паксилл (см. стр. [455](#)), как у *Astropectinidae*, или может полностью отсутствовать на обширных участках (*Brisingiidae*).

(b) **Шипы.**—Колючки различаются больше, чем в любой другой части скелета. Они могут быть близко посаженными и маленькими, или немногочисленными и крупными, и часто к ним прикреплены колючки второго порядка, или шпинелеты. У *Астерии* и ее союзников они представляют собой сравнительно короткие, тупые бугорки, покрытые толстой кожицей. У *Echinasteridae* и *Asterinidae* они короткие и тупые, но очень многочисленные и густо посаженные. У *Solasteridae* они длинные и расположены пучками, расходящимися от общего основания. Такие пучки можно назвать пучками, и, начиная с такого расположения, можно проследить две различные линии модификации. Таким образом, (1) элементы пучка соединяются кожистой паутиной, так что пучок становится зонтиком, и последующие зонтики могут прилипнуть друг к другу, так что образуется наддорсальный шатер (структура, характерная для *Pterasteridae*), или (2) элементы пучка могут располагаться по кругу вокруг центральной вертикальной оси, так что образуется структура, подобная стержню, которая называется "паксиллой" (характеристика *Astropectinidae*, *Porcellanasteridae* и *Archasteridae*). Ось, [453](#) как показывает ее развитие, представляет собой пластину, на которой находился пучок шипов. Опять же, скелет может состоять из пластинок, плотно покрытых гранулами (*Pentagonasteridae* и т.д.). Наконец, у *пораний* отсутствуют шипы, пластинки глубоко погружены в толстую кожистую оболочку.

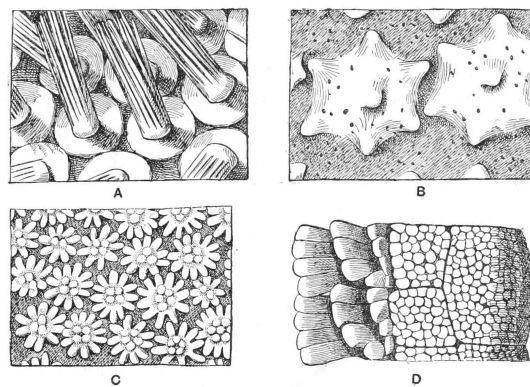


Рис. 194.- Виды участков аборальной поверхности различных родов Asteroidea, чтобы показать основные разновидности скелета. **A**, *Solaster*, с шипами, расположенными пучками; **B**, *Pteraster*, с перепонками, образующими наддорсальную мембрану, поддерживаемую расходящимися шипами; **C**, *Astropecten*, с паксиллами; **D**, *Nardoa*, с равномерным покрытием гранул. $\times 8$. (После Слейдена.)

(с) **Педицеллярии.**— На них следует смотреть как на шипы второго порядка. У *Asterina* и ее союзников их нет, но группы маленьких колючек, расположенных по двое или по трое, причем каждая группа прикреплена к специальной маленькой пластинке, разбросаны по аборальной поверхности; при раздражении они сближаются друг с другом и представляют собой зачаток, из которого развились педицеллярии. Наиболее совершенная форма, называемая "щиповидной", в которой имеется базальная косточка, встречается у Asteriidae, Brisingidae, Heliasteridae, Pedicellasteridae, Zoroasteridae, Stichasteridae. Существуют две разновидности щупальцевых педицеллярий, "скрещенные" и "прямые", которые были описаны на стр. 432. Во всех остальных случаях педицеллярии лишены базальной косточки, а две или более шпинеллярий, образующих челюсти, непосредственно прикреплены к одной из основных пластинок скелета.

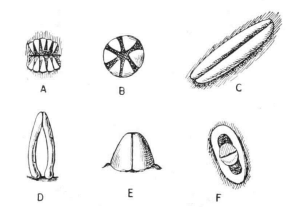


Рис. 195.- Различные формы педицеллярий (исключая щупальцевидную форму, о которой см. рис. 186). **A**, пектиновый; **B**, пектиновый; **C**, клапанный; **D**, клещевидный; **E**, альвеолярный сбоку; **F**, альвеолярный сверху. $\times 10$. (В честь Слейдена.)

Самая простая разновидность называется "пектиновая"; эти педицеллярии состоят из двух параллельных рядов маленьких шипиков, расположенных напротив друг друга. Они встречаются у Archasteridae и едва ли более развиты по строению, чем группы шипов, обнаруженные у *Asterina*. У *Leptogonaster* и его союзников есть педицеллярии в форме клешней, состоящие из двух изогнутых стержней, сочленяющихся с одной из пластинок скелета, а также "альвеолярные" педицеллярии, состоящие из двух коротких зубцов, которые имплантированы в вогнутый бугорок, расположенный на одной из пластинок скелета. У Antheneidae каждая пластинка брюшной поверхности имеет большую "клапанную" ножку, состоящую из двух горизонтально вытянутых гребней, которые могут пересекаться друг с другом. Возможно, что клапанные педицеллярии произошли от пектиновой формы, в которой срослись последовательные шипики одного ряда.

(d) **Амбулакральный скелет.**— В любом случае, независимо от того, развиты шипы в другом месте или нет, адамбулакральные пластинки несут шипы. Там, где шипы в других местах представлены гранулами (*нардоа* и его союзники) (рис. 194, D), адамбулакральные шипы короткие и тупые. Термины "монакантид" и "диплакантид" используются для обозначения наличия одного или двух рядов шипов соответственно на каждой адамбулакральной пластинке.

У *Zoroasteridae* адамбулакральные пластинки изогнуты и попеременно выпуклы и вогнуты по направлению к адамбулакральной бороздке, так что эта бороздка имеет волнистый контур.

В описании *Астерий* было указано, что первые адамбулакральные пластинки в смежных радиусах близко прилегают друг к другу и несут шипы, которые могут в некоторой степени образовывать решетку над ртом. У очень многих видов это не только так, но и сами пластинки выступают внутрь над ртом, образуя выступающие "углы рта". Это не относится к *Asteriidae* или родственным семействам.

Папулы.—У *Asteriidae* и многих родственных семейств эти органы находятся как на верхней, так и под поверхностью диска, но у другой большой группы, состоящей из *Astropectinidae*, *Pentacerotidae* и родственных семейств, папулы располагаются только на дорсальной поверхности и, в некоторых случаях, ограничены несколькими группами у основания дужек. У большинства *Asteroidea* папулы расположены поодиночке, то есть каждая занимает одно из промежутков между пластинками скелета, но у *Asterias* и некоторых других родов они расположены пучками по два или три.

Водно-сосудистая система. В своей общей структуре эта система органов очень постоянна, причем обнаружены две наиболее важные вариации: одна - у *Asteriidae* и нескольких родственных семейств, а другая - у *Astropectinidae* и родственных им семейств.

Первый из упомянутых вариантов касается количества ножек трубы по радиусу. У *Астерии* и ее союзников их так много, что для них нет места друг за другом, но они следуют друг за другом зигзагообразной линией, при этом поперечные каналы, соединяющие их с радиальными каналами, попеременно длиннее и короче. Таким образом, получается вид четырех рядов трубчатых ножек, и преимущество такого увеличения количества может быть признано любым, кто сравнивал быстрые движения *астерий* и медленные движения, например, *крибреллы*.

Второе важное изменение, о котором идет речь, - это полная потеря присоски трубчатой стопы и, одновременно, потеря способности лазать. Морские звезды, претерпевшие это изменение, живут на песчаном дне и бегают по поверхности песка. Они также не способны раздвинуть клапаны моллюсков и, следовательно, вынуждены заглатывать свою добычу целиком.

"Полиановые пузырьки", или стеблевидные мешковидные выросты водно-сосудистого кольца, отсутствуют у *Asteriidae*, но встречаются во многих семействах — *Asterinidae*, *Solasteridae*, *Astropectinidae*, например. Они выступают наружу из водно-сосудистого кольца в интеррадиусе; когда в одном интеррадиусе их несколько, они часто возникают из общего стебля. Куэнно считает, что их единственная функция, как и у тел Тидеманна, заключается в

производстве амебоцитов, но это представляется маловероятным. Более вероятно, что они действуют как хранилища жидкости для водно-сосудистого кольца.

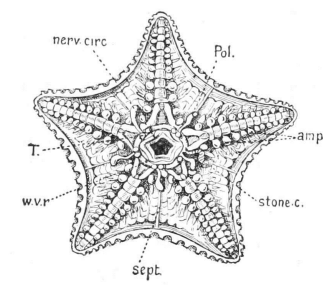


Рис. 196.— Вскрытие *ктенодиска*, чтобы показать полиановые пузырьки. *amp*, ампулы трубчатых ножек; *nerv.circ*, нервное кольцо; *Pol*, полиановый пузырь; *sept*, межрадиальная перегородка; *камень с*, канал камня; *T*, тело Тидеманна; *ж.в.р.*, водно-сосудистое кольцо. × 1.

Канал косточки редко повторяется, но это встречается у aberrантного рода *Acanthaster*, где их может быть даже несколько в одном интеррадиусе, и к каждому каналу косточки прикреплены аксиальная пазуха, генитальный столон и мадрепорит. Согласно Куэно, у *Asterias*, когда 6-лучевые экземпляры встречаются у вида, обычно 5-лучевого, есть два канала-косточки, что позволяет предположить, что повторение каналов-косточек является подавленным усилием при размножении делением. Это также верно для *Echinaster*, но у *Ophidiaster* у особи с пятью руками могут встречаться два мадрепорита. У *Asterinidae* Y-образная складка, выступающая в полость каменного канала, развита слабо, тогда как у *Pentacerotidae* она встречается с противоположной стороной каменного канала, а у *Culcita* образуются ответвления, которые уменьшают полость канала до ряда каналов. У *Echinasteridae* и некоторых *Asterinidae*, а также у *Astropectinidae* и *Pentacerotidae* ампулы становятся настолько глубоко вдавленными, что почти делятся надвое, так что каждая ножка трубки имеет фактически две ампулы.

The **Пищеварительный канал** имеет удивительно постоянную структуру. Единственное важное отличие от типа, описанного в *Asterias*, встречается среди *Astropectinidae* и *Porcellanasteridae*, у которых отсутствует задний проход. У *Астропектена* прямая кишка и слепая оболочка прямой кишки все еще сохраняются, но у *Луидии* исчезли даже они. Слепая кишка прямой кишки представляет собой удивительно изменчивую структуру. У *Asterias* их две, но у *Pentacerotidae* пять раздвоенных слепых кишок, у *Asterina* пять простых слепых кишок, а у *Echinasteridae* и *Astropectinidae* одна большая плоская, слегка 5-лопастная слепая кишка. У звездчатых пилорические слепые кишки примечательны размером увеличенной базальной части в каждой лучевой кости, которая служит резервуаром для соков, выделяемых разветвленными разветвлениями слепой кишки. У *Porcellanaster pacificus* пилорические слепые оболочки рудиментарны, а у *Hyphalaster moseri* они отсутствуют.^[454]

The **Половые органы**, как мы видели, являются выростами из радиальных ветвей полового рахиса. У большинства видов, как у *Asterias*, они ограничены единственным скоплением трубочек на каждой ветви рахиса, но у *Astropectinidae* и *Pentacerotidae* каждая ветвь дает начало большому количеству скоплений, расположенных продольными рядами, причем каждое скопление имеет свое независимое отверстие наружу.

Бесполое размножение, как обычное явление, не распространено среди *Asteroidea*. Если, однако, Морская звезда теряет часть своих рук, она обладает способностью регенерировать

недостающие члены. Даже одна рука регенерирует всю Морскую звезду. В некоторых случаях (*Astropectinidae*, *Linckiidae*) Морские звезды легко отрывают себе руки при раздражении. У *Linckia* это происходит через регулярные промежутки времени, и отделенная рука формирует новую особь. У одной из звездчатых, *Asterina wega*, маленькой морской звезды с семью руками, регулярно происходит поперечное деление, часть с тремя руками отделяется от части с четырьмя. Считается, что то же самое происходит у двух видов *астерий*, и, как уже указывалось, повторение мадрепорита и каменного канала во многих случаях, возможно, связано с этой тенденцией к поперечному делению.

Классификация *Asteroidea*.

Несмотря на то, что среди специалистов существует значительное согласие относительно количества семейств или второстепенных подразделений, имеющих однозначное родство, которые можно обнаружить в классе *Asteroidea*, существовала большая неопределенность как относительно числа отрядов, на которые следует разделить класс, так и относительно границ различных видов. Трудности, связанные с видом, никоим образом не ограничиваются группой иглокожих; во всех случаях, когда предпринимается попытка определить вид путем изучения нескольких экземпляров неизвестного возраста, неизбежно возникает неопределенность; тем более что становится все более очевидным, что между местными разновидностями и видами нет четкой границы. Однако у иглокожих существует дополнительная трудность, заключающаяся в том, что приобретение зрелых половых клеток не обязательно означает прекращение роста; животные могут продолжать расти и в то же время слегка изменять свои признаки. По этой причине многие из описанных видов могут быть просто незрелыми формами. Однако по мере увеличения количества и размера коллекций из различных местностей трудности, связанные с видами, будут, как правило, исчезать.

Однако споры относительно количества отрядов, включенных в *Asteroidea*, возникают по другой причине. Попытка построить подробную филогению предполагает предположение, что один набор структур, который мы принимаем за признак класса, остался постоянным, в то время как другие, которые считаются адаптивными, могли развиваться дважды или трижды. Поскольку два набора структур часто имеют примерно равное значение, будет видно, в какой огромной степени личное уравнение играет роль в решении этих вопросов.

Там, где, как в *Asteroidea*, внутренняя организация очень однородна, лучший метод классификации - взять за основу различные методы, с помощью которых были удовлетворены требования окружающей среды. Мы считаем, что именно таким образом произошло расхождение признаков, ибо, в то время как виды могут различаться в незначительных деталях, семейства и отряды различаются по пунктам функциональной важности. Можно признать тот факт, что один из отрядов мог произойти от нескольких родственных видов вместо одного, и в то же время заявить о безнадежности попыток углубить филогенетический вывод в детали.

Слейден в своей монографии об *Asteroidea*, собранной экспедицией "Челленджер", взял за основу своей системы наличие или отсутствие отчетливых краевых пластинок, похожих на тротуар, по краям рук и ограничение папул аборальной поверхностью или их распределение по всей поверхности тела. Какую связь, если таковая вообще имеется, наличие этих похожих на тротуар пластинок имеет с привычками, сказать невозможно, но вряд ли это имеет то большое значение, с которым это расценивалось Слейденом, поскольку в том же семействе у

нас есть роды с незаметными маргиналами (*Asterina*) и другие с заметными маргиналами (*Palmipes*). Сужение папул к спинке также варьируется в пределах одного семейства (*Linckiidae*), и хотя в целом это, возможно, примитивное устройство, во многих случаях оно связано с привычками роения, которые вряд ли можно считать первоначальным образом жизни класса.

Гораздо лучшую основу дает система Перье,^[455] который делит *Asteroidea* на пять отрядов в соответствии с характером спинного скелета; и эта классификация действительно соответствует различным привычкам, принятым группами *Asteroidea* для того, чтобы противостоять тому, что следует рассматривать как одну из их главных опасностей, а именно. нападения других животных, особенно паразитов, на их мягкую и нежную кожу. Поскольку пища (насколько известно) всех *Asteroidea* более или менее схожа, главным отличительным фактором в их развитии, должно быть, были средства, которые они использовали для защиты от своих врагов. Классификация Перье, которую мы примем, выглядит следующим образом:—

Отряд 1. ШИПОВАТЫЕ.—Астероидные, у которых пластины спинного скелета несут шипы, расположенные поодиночке или группами. Ножки-трубки снабжены присосками, педицеллярии отсутствуют. Края иногда заметные, иногда палочковидные.

Порядок 2. VELATA.—Астероидные, у которых спинная поверхность животного скрыта от посторонних глаз ложной мембраной, состоящей из кожных перепонки, натянутых между расходящимися группами шипов, соединенных у основания друг с другом. Педицеллярий нет. Ножки-трубки с присосками.

Порядок 3. RAHILLOSA.—Астероидные, у которых дорсальная поверхность усеяна паксиллами (вертикальными шипиками, несущими два или три круга горизонтальных шпинелей). Педицеллярии, если они присутствуют, немногочисленны и никогда не относятся к щупальцеобразной разновидности; часто отсутствуют. Края крупные. Папулы только на дорсальной поверхности. Трубочатые ножки в основном лишены присосок.

Порядок 4. VALVATA.—Астероидные, у которых дорсальная поверхность защищена пластинками, покрытыми кольчугой из мельчайших гранул. Педицеллярии клапанного или альвеолярного типа. Края крупные.

Порядок 5. ЩИТКОВИДНЫЕ.—Астероидные, у которых дорсальная поверхность усеяна маленькими шипиками, окруженными многочисленными щитковидными педицелляриями. Ножки-трубки с присосками, расположены в четыре ряда. Края стержневидные и незаметные.

Отряд I. *Spinulosa*.

Это, безусловно, самый примитивный отряд *Asteroidea*. Ножки-трубки расположены только в два ряда, и нет никаких специальных средств защиты спины, кроме небольших близко посаженных пластинок с шипами, которыми она покрыта. В некоторых случаях, как *Asterina*, эти шипы имеют тенденцию сходиться при раздражении и, таким образом, действуют в некотором роде как педицеллярии. Это обстоятельство убедительно указывает на то, каким

образом педицеллярии развились из небольших групп колючек. Отряд делится на шесть семейств, представители четырех из которых распространены на британском побережье.

Семейство 1. Echinasteridae.—Шиповидные, у которых аборальный скелет состоит из близко посаженных пластинок, несущих сравнительно небольшие шипы. Это семейство представлено на британских побережьях красивой алой морской звездой *Cribrella (Henricia) sanguinolenta*. Встречается также на побережье Норвегии и на восточном побережье Северной Америки. На тихоокеанском побережье его заменяет более крупный вид, *C. laeviuscula*. Узкие амбулакральные бороздки и вялые движения сразу отличают его от морских звезд, описанных как этот тип. Действительно, все шиповники кажутся медлительными в своих движениях в отличие от сравнительно активных *астерий* и их союзников. *Крибрелла* примечательна своими крупными яйцами, которые быстро развиваются. Личинка никогда не плавает у поверхности, а лишь короткое время скользит по дну. *Echinaster* - родственный род, у которого каждая пластинка имеет один несколько увеличенный корешок. У него на коже аборальной поверхности имеются многочисленные ямки, выстланные железистыми стенками, которые, вероятно, выделяют ядовитую жидкость, защищающую его. *Акантастер* имеет колючие шипы, более десяти отростков и несколько каменных каналов и мадрепоритов.

Семейство 2. Solasteridae.—Шиповидные, у которых аборальный скелет представляет собой сеть стержней. Шипы расположены расходящимися пучками (пучками), прикрепленными к прикорневой пуговице. В это семейство входят хорошо известные "Солнечные звезды" с многочисленными рукавами и широким перистоцветом. По обе стороны Атлантики встречаются два вида. *Solaster papposus*, с тринадцатью или четырнадцатью плечами и длинными пучками шипов на спинной поверхности, оранжевого цвета с желтыми оттенками, и *S. endeca* с одиннадцатью лучами и более короткими шипами красновато-фиолетового цвета. *Punudastr* имеет восемь рук. Однако у некоторых родов всего пять ветвей, как, например, у *Peribolaster* и *Korethraster* (рис. 197). В этом семействе имеются заметные "полиановые пузырьки", прикрепленные к водно-сосудистому кольцу.

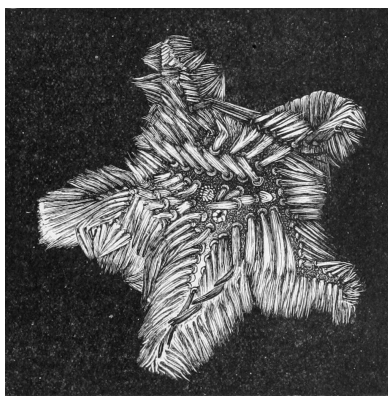


Рис. 197.—Испаноязычный коретрастер. × 2. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 3. Asterinidae.—Шиповидные, у которых аборальный скелет состоит из перекрывающихся пластинок, каждая из которых несет несколько маленьких шипиков. Обычным британским представителем этого семейства является маленькая *Asterina gibbosa*, у которой руки короткие и крепкие и несколько неодинаковой длины. Эта морская звезда отличается от большинства своих союзников тем, что ведет литоральный образ жизни. Во время отлива на южном и западном побережьях Англии его можно найти на нижней стороне камней, питающихся губками и асцидиями, которыми они покрыты. Как и *Cribrella*

sanguinolenta, этот вид имеет измененное развитие. Личинка напоминает личинку *крибреллы*, и личиночная стадия длится всего около недели. Благодаря тому, что *Астерина* откладывает яйца в доступных местах, ее развитие было более тщательно проработано, чем у любого другого вида. *Перепончатую пальмовую ветвь*, животное необычайно худое и плоское, иногда вылавливают у берегов Британии на больших глубинах. Его руки настолько короткие, что общая форма пятиугольная. Нижнемаргинальные пластинки длинные, палочковидные и образуют заметную границу тела, если смотреть снизу.

Семейство 4. Poraniidae.—Шиповидные, родственные семейству Asterinidae, но обладающие толстой студенистой стенкой тела, в которую погружены пластинки и шипы, а крайние части образуют заметную границу тела. Это семейство представлено в британских водах только *Porania pulvillus*, подушкообразной морской звездой с очень короткими руками великолепного красновато-фиолетового цвета. Время от времени, но редко, он обнажается во время отлива.

Семейство 5. Ganeriidae.—Шиповидные, родственные Asterinidae, но отличающиеся большими краями и тем фактом, что скелет ротовой поверхности состоит из пластинок, каждая из которых несет несколько крупных шипов. *Ганерия*, *Маргинальщик*.

Семейство 6. Mithrodiidae.—Шиповатые с сетчатым аборальным скелетом. Колючки крупные и тупые, покрытые мельчайшими шипиками. *Mithrodia*, единственный род.

Эти последние два семейства не представлены в британских водах.

Порядок II. Velata.

Это очень необычная группа морских звезд, о повадках которых ничего не известно, поскольку все они обитают на очень значительных глубинах. Их ближайших союзников среди Spinulosa следует искать среди Solasteridae. Если бы пучки шипов, которыми снабжено последнее семейство, срослись у своих оснований и соединились кожными перепонками так, чтобы образовать зонтикообразные структуры, и если бы затем эти зонтики соединились по своим краям, у нас образовалась бы наддорсальная перепонка, характерная для отряда.

Семейство 1. Pythonasteridae.—чешуйчатые, у которых каждый пучок шипов окружен шаровидным разрастанием кожи и не соединен с соседними пучками. *Pythonaster*, единственный род.

Семейство 2. Muxasteridae.—Крупные с многочисленными ветвями, в которых пучки шипов длинные и образуют со своими соединяющимися "зонтиками" паутинообразные расширения, которые не сливаются друг с другом. *Muxaster*, единственный род.

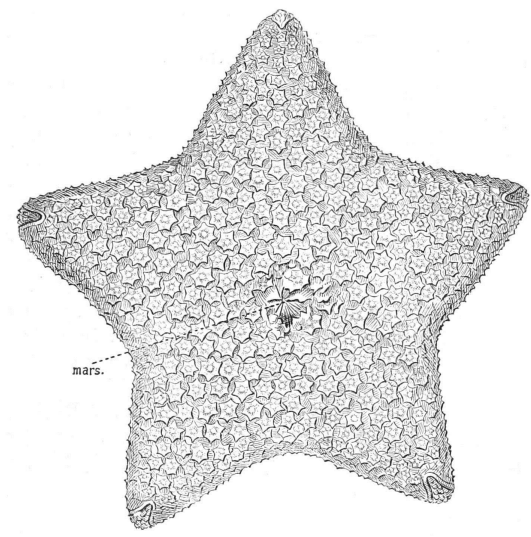


Рис. 198.—Аборальный вид *Pteraster stellifer*. *марс*, Дорсальный выводковый мешок, $\times 1\frac{1}{2}$. (От Слейдена.)

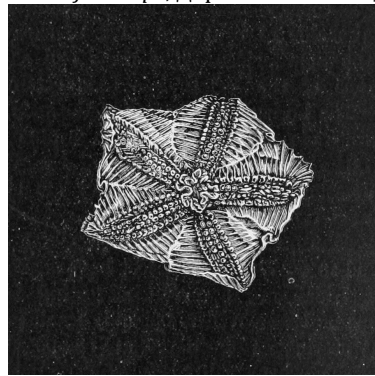


Рис. 199.—Оральный вид *Hymenaster pellucidus*. $\times 1$. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 3. Pterasteridae.—перепонки, у которых перепонки, поддерживаемые пучками шипов, объединены так, что образуют непрерывный наддорсальный шатер. Pterasteridae представлены в британских водах единственным видом, *Pteraster militaris*, который время от времени вылавливается на большой глубине у побережья Великобритании, а также встречается в норвежских фьордах и у восточного побережья Канады. У этой интересной морской звезды пять коротких тупых рук, и ее общий вид на первый взгляд напоминает облик *астерины*. При ближайшем рассмотрении обнаруживается "фальшивая спинка". Задний проход окружен пятью веерообразными клапанами, поддерживаемыми шипиками (рис. 198), под которыми находится пространство, в котором детеныши завершают свое развитие. *Pteraster* является одним из родов, у которых нормальная личиночная форма не развита. Тенденция к соединению соседних шипов перепонками глубоко укоренилась в организации животного. Это видно на нижней стороне, где шипы, несомые брюшными пластинками, соединены так, что образуют поперечные гребни. У *перепончатокрылых* (рис. 199) шипы на брюшных пластинках длинные и свободные.

Порядок III. Пахиллезные.

Это чрезвычайно четко обозначенный порядок. Арматура верхней поверхности состоит из паксиллов. Эти органы, как уже упоминалось, вероятно, восходят к пучкам шипов, подобным таковым у Solasteridae. Та же цель, к которой стремились в случае с Велатой, была

достигнута, но другим способом. Горизонтальные шпинелеты паксиллы соединяются друг с другом и образуют плотно прилегающую кольчугу, которая является почти такой же эффективной защитой, как паутина и зонтики велаты. Иногда присутствуют педицеллярии, но они всегда пектиновые или щипцеобразные, никогда щипцеобразные.

Семейство 1. Archasteridae.—Пахсиллозы, у которых все еще сохранен задний проход и у которых ножки-трубки имеют присоски.

Archasteridae - наиболее интересное семейство. Таким образом, у *Pararchaster* нет настоящих щитков, а только небольшие изолированные группы шипов. Пектиновые педицеллярии состоят каждая из двух параллельных рядов несколько меньших шипиков. Представители этого семейства в некоторой степени занимают промежуточное положение по строению между Spinulosa, такими как Echinasteridae, и другими семействами Paxillosa — некоторые роды, действительно, можно почти отнести к Spinulosa. В то же время они, по-видимому, тесно связаны с более примитивными Valvata, такими как *Astrogonium* и его союзниками, у некоторых из которых есть пахиллы на верхней поверхности; хотя сохранение заднего прохода и присосок на трубчатых ножках (по этим признакам они сходны с Archasteridae) отличает их от более типичных Paxillosa, у которых утрачены и задний проход, и присоски. *Архастер* (рис. 200, 201). *Лентогонастер*.

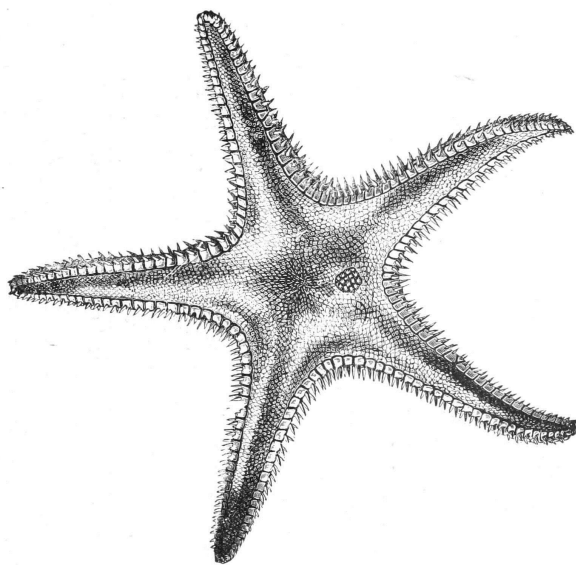


Рис. 200. Вид *Archaster bifrons* аборальной стороны. $\times \frac{3}{4}$. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 2. Astropectinidae.—Пахсиллозы, утратившие задний проход, но не обладающие ни аборальным бугорком, ни межрадиальными бороздками. Краевые пластинки толстые, покрыты шипиками и расположены горизонтально. Ножки-трубки не имеют присосок.

Это семейство - единственное из отряда, встречающееся в водах Великобритании, где оно представлено двумя родами, *Astropecten* и *Luidia*. У *астропектена* нижняя краевая пластинка находится в непосредственном контакте с адамбулакальной, в то время как у *луидии* она отделена от нее небольшой промежуточной пластинкой.

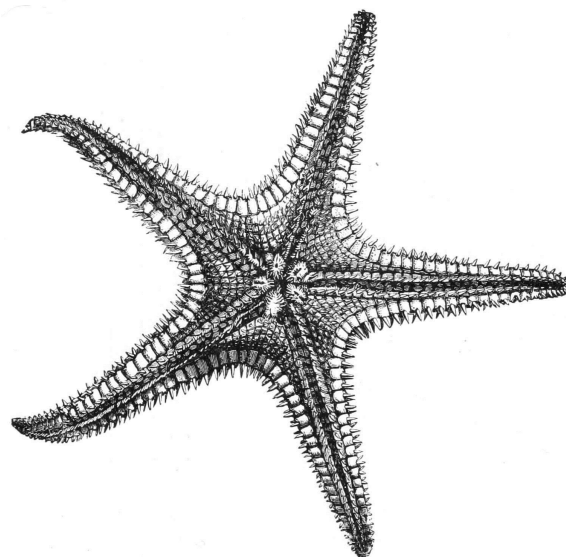


Рис. 201.—Оральный вид *Archaster bifrons*. $\times \frac{3}{4}$. (От Уивилла Томсона.)

Astropecten irregularis - очень распространенный вид на побережье Британии, и изучение его повадок в неволе пролило много света на многие неясные моменты анатомии *Paxillosa*. Из-за потери присосок он не может карабкаться по скалам, как обычные виды, но передвигается по поверхности твердого песка, в котором обитает, с помощью своих заостренных трубчатых лапок. Руки очень мускулистые, и животное, когда его кладут на спину, выпрямляется, выбрасывая руки вверх и постепенно обретая равновесие. Потеря присосок также сделала *Астропектен* и его союзников неспособными питаться способом, описанным в случае с *Астериасом Рубенсом*. Они не в состоянии насильно открыть клапаны моллюсков, и единственное, что у них остается, - это проглотить свою добычу целиком. Следовательно, рот широк, и несчастные жертвы, попав в желудок, вынуждены рано или поздно открываться из-за удушья, когда они перевариваются. [\[456\]](#)

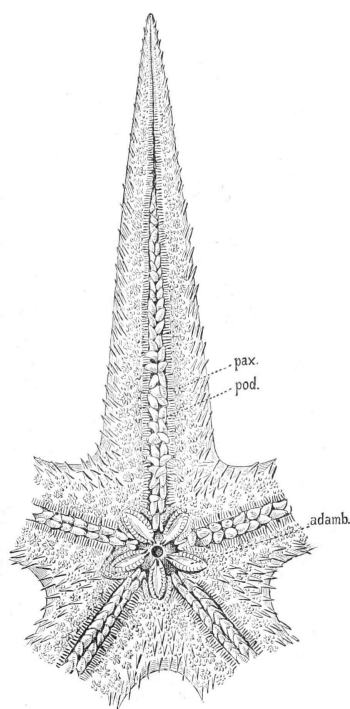


Рис. 202. Вид *Psilaster acuminatus* абсорбально. $\times 4/3$. колючка, адамбулакральные шипы; лапки, паксиллы; стручок, заостренные трубчатые ножки, лишенные присоски. (В честь Слейдена.)

Прейером и другими исследователями было проведено много интересных экспериментов с *Астропектеном*, но один важный факт^[457] ускользнул от их внимания, а именно, что *Астропектен* в состоянии покоя зарыт в песок, в то время как центр абсорбальной поверхности приподнят в виде конуса, выступающего над поверхностью. По бокам этого конуса расположены несколько папул, которыми обладает этот вид. Такое приподнятие абсорбальной поверхности, очевидно, служит средством облегчения дыхания. Это разрыхляет песок в области папул и, таким образом, обеспечивает доступ к ним воде. Таким образом, мы можем понять, почему ограничение папул дорсальной поверхностью, столь характерное для *Raxillosa*, не всегда является, как предполагал Слейден, примитивной характеристикой, но часто является адаптацией к привычкам роения, которые, по всей вероятности, характерны для всего отряда. Как у *луидий*, так и у *астропектенов* Куэно описал короткие шипы, покрытые ресничками в промежутках между краевыми пластинками, они также обеспечивают дыхание, направляя поток воды через жабры. *Псиластер* (рис. 202).

Семейство 3. Porcellanasteridae.—Пахсиллозы, потерявшие задний проход. В центре дорсальной поверхности имеется конический выступ, называемый эпипроктальным конусом, а в межрадиальных углах имеются вертикальные бороздки, окаймленные складками мембраны, образующими сосочки, так называемые "решетчатые органы". Краевые пластинки тонкие и образуют вертикальную границу толстого диска. Ножки-трубки не имеют присосок.

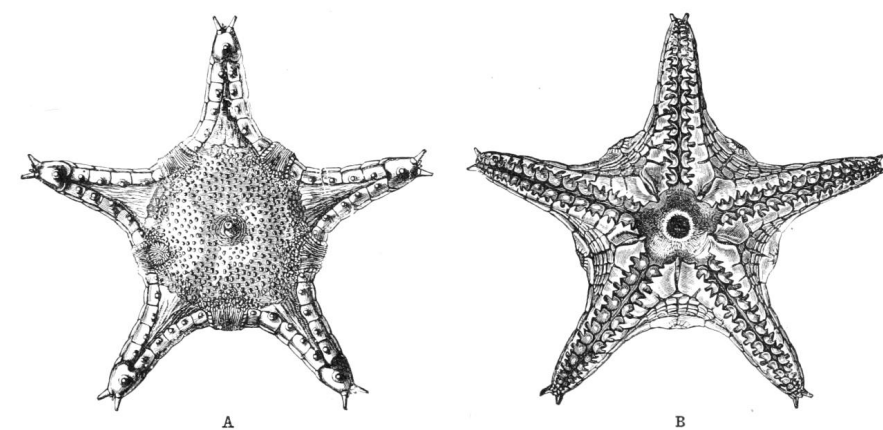


Рис. 203.—Белокрылка голубая. А, оральный вид; В, оральный вид, $\times 1$. (От Уивилла Томсона.)

Сравнивая *Porcellanasteridae* с *Astropectinidae*, мы сразу видим, что "эпипроктальный конус" является постоянным представителем временного абсорбального возвышения у *астропектенов*, и мы склонны подозревать, что решетчатые органы представляют собой бороздки, выстланные ресничками, которые поддерживают дыхательный ток, подобно ресничным шипикам *луидий*. По всей вероятности, *Porcellanasteridae* более привычны к рытью нор, чем даже *Astropectinidae*.

Ctenodiscus (рис. 196), род, у которого имеется короткий эпипроктальный конус и многочисленные слабые решетчатые органы в каждом междолевом промежутке, встречается в глубоководных районах к северу от Шетландских островов. *Porcellanaster* (рис. 203) - более типичный род, имеющий по одному большому решетчатому органу в каждом междоузлии. *Гифластер* имеет длинные плечи, на которых надкраевые пластинки сходятся вверх.

Порядок IV. Вальвата.

Морские звезды, входящие в этот отряд, характеризуются отсутствием выступающих шипов и поверхностным покрытием из мельчайших гранул. Скелет состоит, в большинстве случаев, из пластинок, и эти пластинки с их покрытием из гранул, вероятно, представляют собой первую стадию эволюции *rahillae*.

Трубчатые ножки обладают хорошо развитыми присосками. Ни о ком из представителей этого отряда нельзя с полным основанием сказать, что они британцы.

Семейство 1. Linckiidae.—клапанные с длинными плечами, крайние развиты одинаково по всей длине. Эти морские звезды отличаются длинными узкими руками и маленьким диском. Вполне возможно, что эти формы, столь отличающиеся во многих отношениях от других семейств отряда, произошли непосредственно от длинноруких *Echinasteridae*. *Змееносец*, *Нардоа*, *Линкия*.

Семейство 2. Pentagonasteridae.—Клапанные с короткими плечами, крайние особенно развиты у основания и в межрадиальных углах. Аборальный скелет состоит из плотно прилегающих пластинок. *Пентагониум* (рис. 204), *Астрогониум*.

Семейство 3. Gymnasteridae.—Вальватные, близкие к вышеупомянутым, но отличающиеся очень толстой кожицей, в которую полностью погружены пластинки. *Дермастери*, *Астеронсис*.

Семейство 4. Antheneidae.—Вальватные с короткими плечами. Спинной скелет сетчатый, и каждая вентральная пластинка несет одну или несколько крупных клапанных педицеллярий (рис. 195, В). *Гипнастери*, *Гониастры*.

Семейство 5. Pentacerotidae.—клапанные с плечами средней длины. Спинной скелет сетчатый, но на брюшных пластинках имеются только небольшие педицеллярии или их нет вообще. Верхние края меньше брюшных.

В *Pentacerotidae* входят как короткорукые, так и длиннорукие формы. Среди первых - *Culcita*, у которого тело представляет собой пятиугольный диск, все внешние следы рук утрачены; *Pentaceros* - длиннорукая форма.

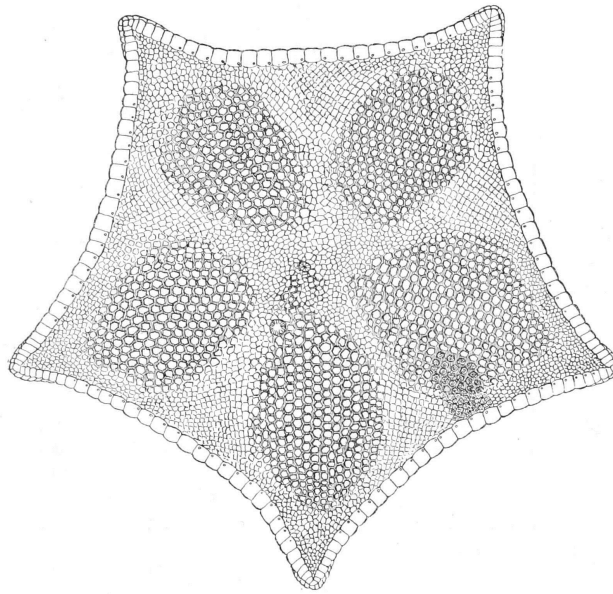


Рис. 204.—*Pentagonaster japonicus*. $\times \frac{2}{3}$. (После Слейдена.)

Семейство *Pentagonasteridae* дает ключ к пониманию большинства форм, входящих в этот отряд. Он содержит такие роды, как *Astrogonium*, которые обладают на спине безошибочно узнаваемыми паксиллами, в то время как на нижней поверхности они имеют характерное покрытие из гранул; эти роды, по-видимому, тесно связаны с короткорукими видами *Archasteridae*, от которых они отличаются главным образом зернистым покрытием краев. Из изучения этих случаев становится ясно, что пластинки спинного скелета *Valvata* соответствуют опорным бугоркам паксилл, которые значительно расширились, а гранулы соответствуют шпинелям паксилл, увеличенным в количестве и уменьшенным в размере.

Как упоминалось выше, Людвиг доказал, что паксиллы развиваются в течение жизни особи из обычных пластинок, ось паксиллы представляет собой пластинку.

Отряд V. Forcipulata.

Этот отряд, включающий наиболее высокоразвитых представителей класса *Asteroidea*, сразу же отличается наличием щупальцевых педицеллярий, которые, как мы видели, обладают хорошо выраженной прикорневой частью, с которой соединяются две пластинки. Следовательно, педицеллярии резко отделены от шпинелей, и промежуточных форм не встречается. Первые сросшиеся адамбулакральные кости, которые в других отрядах образуют "зубы" или углы рта, здесь не выступают за пределы первых пар амбулакральных пластинок.

Семейство. 1. Asteriidae.—Щупальцевые, у которых ножки-трубки, по-видимому, расположены в четыре ряда. Аборальный скелет представляет собой рыхлый ретикулум.

Общие черты семейства *Asteriidae* были объяснены в описании *Asteriaca* Рубенса (стр. [432](#)). На британских побережьях обитают пять хорошо заметных видов рода. Из них *A. glacialis* встречается главным образом в юго-западных частях Ла-Манша. Это крупная морская звезда пурпурно-серого цвета, с большими шипами, окруженными подушечками педицеллярий, расположенными в один или два ряда вдоль каждой руки. *A. muelleri* напоминает

вышеупомянутые виды, но имеет гораздо меньший размер и дополнительно отличается наличием прямых педицеллярий только вблизи амбулакральной бороздки. Он обитает на восточном побережье Шотландии и носит свои сравнительно крупные яйца с собой до завершения развития. *A. rubens* является самым распространенным видом и встречается как на восточном, так и на западном побережьях. Его окраска ярко-оранжевая, но варьируется до почти соломенного цвета. От предыдущих видов его сразу отличают мелкие и многочисленные шипы на спинной поверхности, иногда по центру каждой руки можно увидеть нерегулярную линию из шипов несколько большего размера. *A. murrayi* - особый вид, ограниченный западным побережьем Шотландии и Ирландии. У него уплощенные руки с вертикальными боками и всего три ряда мелких шипов на спинной поверхности. Он фиолетового цвета. *A. hispida* также является западным видом. Это маленькая морская звезда с короткими толстыми руками; прямых педицеллярий нет, и только несколько острых шипов на спинной поверхности.

На восточном побережье Северной Америки обитает несколько видов *астерий*, из которых наиболее примечательным является 6-лучевый *A. polaris* из залива Святого Лаврентия. Этот вид демонстрирует изумительный диапазон цветовых вариаций, варьирующийся от голубовато-фиолетового до фиолетового, красного и соломенного. Это изменение, по-видимому, показывает, что цвет как таковой не имеет значения для животного, но, вероятно, зависит от какого-то соединения слегка изменяющегося состава, которое переносится амебоцитами наружу. На тихоокеанском побережье обитает богатая фауна морских звезд, среди которых мы можем упомянуть представителей этого семейства *Asterias ochracea*, крупный фиолетовый вид, настолько прочный, что требуется сильный гаечный ключ, чтобы оторвать его от скалы, и *пикноподий* с двадцатью двумя руками.

Семейство. 2. Heliasteridae.—Щупальцевые, родственные Asteriidae, но с очень многочисленными отростками и двойными межрадиальными перегородками. *Гелиастр*.

Семья 3. Zoroasteridae.—Щупальца с трубчатыми ножками в четыре ряда у основания руки, в два ряда на кончике. Аборальный скелет из почти соприкасающихся пластинок, несущих небольшие шипы или уплощенные чешуйки. *Зороастр*, *Фолидастр*.

Семейство 4. Stichasteridae.—Щупальцеобразные с трубчатыми ножками в четыре ряда. Аборальный скелет из почти соприкасающихся пластинок, покрытых гранулами. *Стихир*, *Молитвенник*.

Стихастериды и зороастериды приобрели поверхностное сходство с некоторыми длиннорукими вальватами, от которых их сразу отличают по их педицелляриям. Было бы чрезвычайно интересно, если бы удалось узнать больше о нормальной среде обитания этих животных; тогда, возможно, удалось бы выяснить, что является причиной предположения о существовании этой единообразной кольчуги из пластин.

Семейство 5. Pedicellasteridae.—Щупальцевые с двумя рядами трубчатых ножек. Аборальный скелет имеет выступающие шипы, окруженные подушечками прямых педицеллярий. *Педицелластер*, *Коронастер*.

Семейство 6. Brisingidae.—Щупальцеобразные с многочисленными руками и всего двумя рядами трубчатых ножек. Аборальный скелет в значительной степени рудиментарный и

ограничен основанием рук. Маленькие тупые шипы содержатся в кожных мешочках, покрытых педицелляриями.

Brisingidae, включая *Brisinga* и *Odinia*, представляют собой очень примечательное семейство, главным образом из-за небольшого диска и необычайной длины рук. Руки имеют то, что мы должны считать примитивным устройством, поскольку между ними нет латерального сращения, и, следовательно, межплечий перегородки полностью отсутствуют. Уменьшение скелета является очень заметной особенностью и, подобно тенденции к уменьшению скелета глубоководных рыб, может иметь некоторое отношение к большому давлению, в условиях которого живут животные.

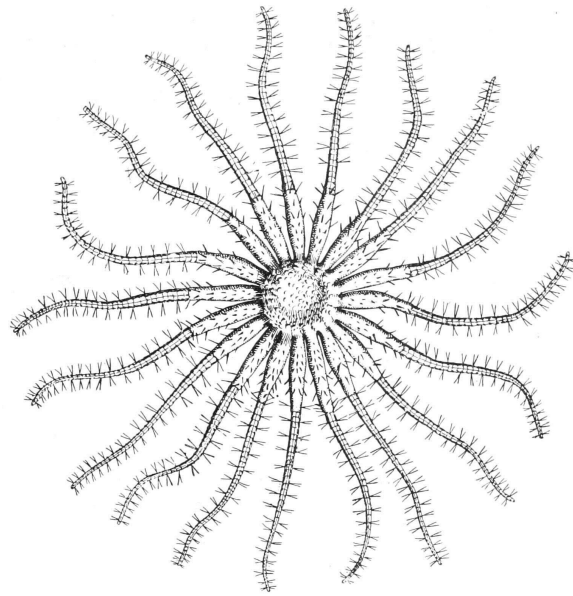


Рис. 205.— Вид *Одиниислева*. $\times \frac{2}{3}$. (По Перье.)

Ископаемая астероидея.

Астероидеи встречаются довольно часто в виде окаменелостей. В нижней юре уже появились *Астериин*, *Астропектены*, *луидии*, *Соластеры* и *гониастры*. В меловом периоде появляется *пятилистник*. В более старых породах встречается ряд форм, отличающихся по характеру от любых существующих в настоящее время. Из них *Aspidosoma* (рис. 206), с короткими ланцетовидными отростками, резко выделяющимися из диска и продолжающимися вдоль его нижней поверхности, по-видимому, занимает промежуточное положение между *Asteroidea* и *Ophiuroidea*. Скелет руки состоит из чередующихся амбулакральных косточек, окаймленных адамбулакральными косточками, которые в то же время являются маргинальными и резко отличаются от маргинальных косточек, образующих край диска. *Palaeaster*, с другой стороны, является настоящим Астероидом; есть окраины, отличные от адамбулакралей, но диск уменьшен до своих наименьших размеров, имеется только одна пластинка на брюшной стороне каждого интеррадиуса. Существует ряд родов (, например, *Palaeosoma*) с большим диском, очень короткими плечами и очень неглубокими амбулакральными бороздками; все они имеют чередующиеся амбулакральные пластинки. У некоторых родов, по-видимому, был мадрепорит на вентральной поверхности интеррадиуса. С другой стороны, в девоне встречается *Xenaster*, который был довольно обычным астероидом с похожими на мостовую краями, глубокими амбулакральными бороздками и широкими плечами.

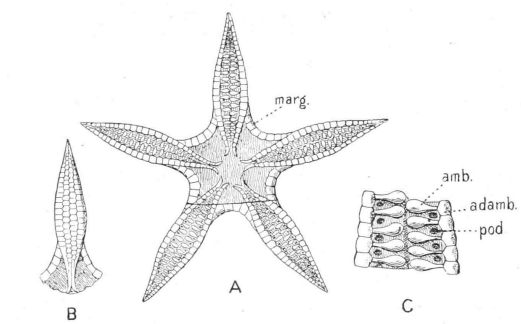


Рис. 206.— Три вида *Аспидосомы*, ископаемого астероида. **А**, вид орально; **В**, вид одной руки орально; **С**, увеличенный вид части амбулакральной борозды. *adamb*, адамбулакральная пластинка; *amb*, амбулакральная пластинка; *marg*, краевая пластинка; *pod*, отверстие для расширения ножки трубки.

Таким образом, можно видеть, что уже в юрские времена три отряда: *Forcipulata*, *Paxillosa* и *Spinulosa* были дифференцированы друг от друга, но как они связаны с более древними палеозойскими формами, в настоящее время сказать невозможно.

ГЛАВА XVII

ИГЛОКОЖИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): OPHIUROIDEA = ХРУПКИЕ ЗВЕЗДОЧКИ

КЛАСС II. OPHIUROIDEA

Второй класс элеутерозоевых широко известен как "Хрупкие звезды" из-за их склонности при захвате убежать, отламывая руку, хотя эта привычка ни в коем случае не ограничивается ими, а в значительной степени присуща многим *Asteroidea*, таким как, например, *Luidia*. Подобно *Asteroidea*, они являются "морскими звездами", то есть состоят из диска и расходящихся от него рукавов; но научное название *Ophiuroidea* действительно выражает огромную доминирующую черту их организации. Буквально это означает "Змеиный хвост" (ὄφις, змея; ῥοῦρά, хвост) и, таким образом, ярко описывает извивающиеся движения длинных тонких рук, с помощью которых офиуроид забирается в щели между камнями и гравием, в которых он живет, и выбирается из них. Эта функция, а именно. осуществление движений посредством мышечных подергиваний рук, а не медленного выдвижения и втягивания трубчатых ножек, является ключом к пониманию большинства особенностей, которыми хрупкие звезды отличаются от настоящих морских звезд.

Asteroidea и *Ophiuroidea* сходятся в общей схеме своего строения, то есть у них обоих есть рукава; но наиболее очевидное различие в их внешнем виде заключается в том, что в то время как у *Asteroidea* рукава незаметно переходят в диск, у *Ophiuroidea* диск имеет круглые очертания и резко отделен от рукавов. Более тщательный осмотр показывает, что в офиуроиде дужки продолжают входить вдоль бороздок, которые проходят по нижней поверхности диска, и что в конце концов они сливаются, образуя щечный каркас, окружающий рот. У очень молодых офиуроидов щупальца сливаются в небольшой центральный диск, как у морских звезд, но диск взрослой особи состоит из ряда межрадиальных дорсальных выростов, которые соединяются друг с другом над щупальцами.

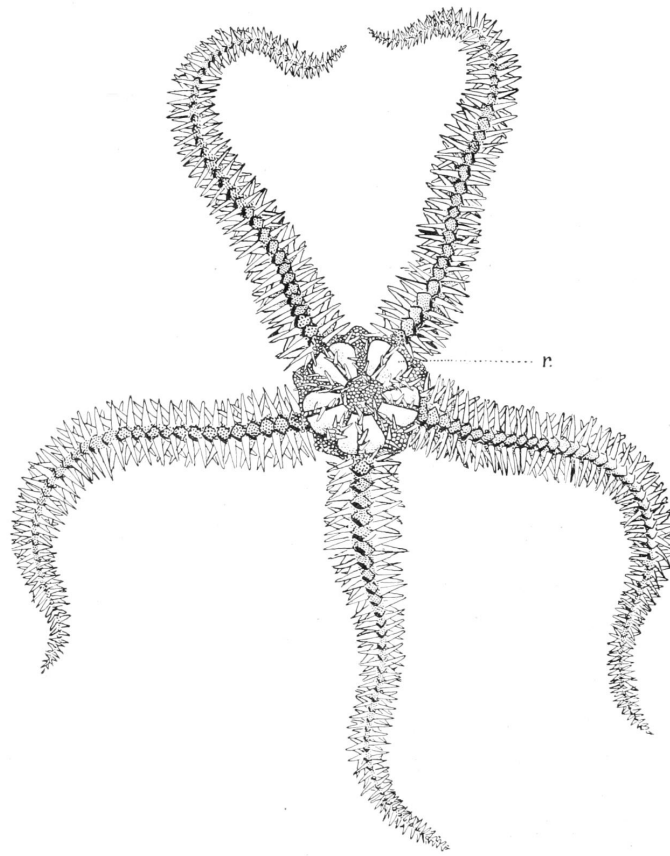


Рис. 207.—Аборальный вид *Ophiothrix fragilis*. × 1. *r*, радиальная пластина.

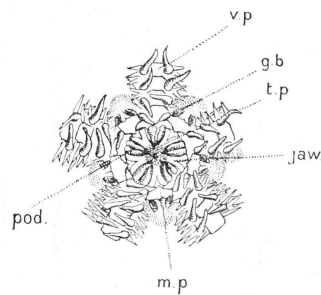


Рис. 208.—Вид диска *Ophiothrix fragilis* аборально. *pic.b*, отверстие генитальной сумки; *m.p*, madreporite; *стручок*, podia; *t.p*, зубные сосочки; *v.p*, вентральные пластинки дужек. × 1.

Одним из самых распространенных британских офиуроидов является *Ophiothrix fragilis* (рис. 207, 208), который встречается стаями на мелководье у западного побережья Англии и Шотландии. Следовательно, мы можем выбрать его в качестве типа, и, поскольку **рука** является наиболее характерным органом офиуроиды, мы можем начать с его изучения. Вообще говоря, офиуроид либо продвигается вперед двумя руками и отталкивается тремя другими (рис. 207),^[458] либо он тянется одной и отталкивается четырьмя другими (рис. 217). Руки во время этого процесса сгибаются в характерные изгибы, при выпрямлении которых в задних конечностях животное толкается вперед, в то время как усиление этих изгибов в передних конечностях заставляет животное тащиться вперед. Хватка руки за подложку происходит в основном в дистальной части изгиба. Изменение кривизны происходит из-за сокращения мышц с одной стороны рук. Амбулакральной бороздки, подобной той, что находится на нижней стороне рук всех *Asteroidea*, нет, поскольку рука полностью покрыта четырьмя рядами пластинок, верхним рядом дорсальных пластинок, нижним рядом

вентральных пластинок и двумя боковыми рядами латеральных пластинок. Последние из названных, которые, по всей вероятности, соответствуют адамбулакральным пластинкам морских звезд, имеют каждая поперечный ряд из семи шипов с шероховатой поверхностью; они позволяют животному цепляться за субстрат, по которому оно передвигается. Подии у *Orphiuroidea* называются "щупальцами"; они полностью лишены присосок, являясь простыми коническими сосочками, используемыми в качестве органов чувств, и практически не служат для передвижения, если вообще служат. Они выходят из отверстий, называемых "порами-щупальцами", расположенных между краями брюшной и боковых пластинок, каждая из которых защищена клапанообразной пластинкой, называемой "чешуйкой-щупальцем". У *Ophiothrix* они покрыты органами чувств, каждый из которых состоит из бугорообразного возвышения эктодермы, в котором находятся клетки, несущие длинные жесткие волоски. У большинства офиуроидных такие органы отсутствуют, хотя в изобилии встречаются рассеянные чувствительные клетки, а внешняя поверхность ножек трубочек и выстилка определенных карманов, называемых "генитальными сумками" (рис. 208, *рис.б*), являются единственными участками поверхности, где сохраняется эктодерма. Везде еще, хотя и присутствует у молодых, он исчезает, оставляя в виде остатков несколько зародышей, кое-где прикрепленных к нижней стороне кутикулы.^[459]

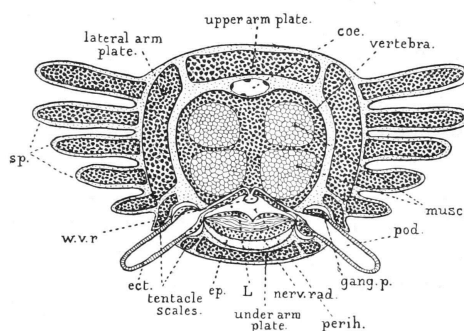


Рис. 209.—Схематический поперечный разрез плеча офиуроида. *coe.* Дорсальный целомический канал; *ect.* эктодерма, покрывающая трубчатую ножку; *ep.* эпинеуральный канал; *gang.p.* педальный ганглий; *L.* нервный канатик; *musc.* продольные мышцы, прикрепляющие один позвонок к другому; *nerv.rad.* лучевой нервный канатик; *perih.* радиальный перигемальный канал; *pod.* подиум (трубчатая ножка); *sp.* боковые шипы; *ж.в.р.* радиальный водно-сосудистый канал.

Большую часть сечения руки занимает дискообразная косточка, называемая "позвонок". Каждый позвонок сочленяется со своим предшественником и преемником чашечно-шаровидными суставами и соединен с каждым из них четырьмя мощными продольными мышцами. Вверху его контур расчерчен канавкой, в которой находится продолжение целома диска (рис. 209, *coe.*), но не содержит выростов пищеварительного канала, как это имеет место у *Astroidea*. Позвонок также имеет бороздку внизу, и в этой нижней бороздке содержится радиальный водно-сосудистый канал (рис. 209, *ж.в.р.*), а под ним перигемальные каналы, как у *Astroidea*; под ним снова находится лучевой нервный канатик (*L.*), а под ним снова канал, называемый "эпинеуральным каналом" (*ep.*), который представляет собой отсутствующую амбулакральную бороздку. Этот канал в очень молодой Хрупкой Звездочке представляет собой открытую бороздку, но закрывается при сближении ее краев. Позвонок, имеющий двойное происхождение, представляет собой пару сросшихся амбулакральных косточек. У *Офиохелуса* они лишь слегка прилегают друг к другу (рис. 216).

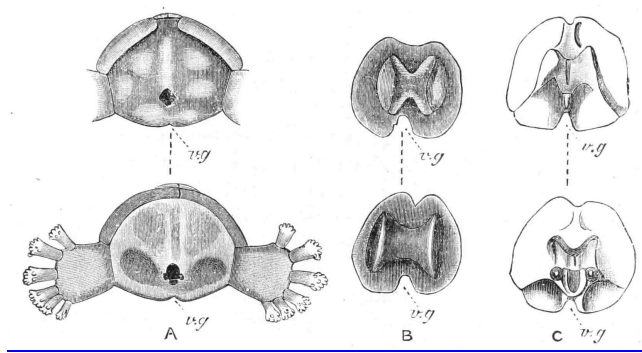


Рис. 210.—Проксимальный и дистальный виды трех типов позвонков, обнаруженных у Orphiuroidea. А, *Офиотерез*, разновидность Streptophiurae (по Беллу), × 24; В, *Астросхема*, разновидность кладофиур (по Лайману), × 10; С, *Офиарахна*, разновидность зигофиур (по Людвигу), × 3. Верхняя цифра во всех случаях обозначает дистальный аспект, нижняя - проксимальный аспект позвонка. *vg*, Вентральный желобок.

При исследовании поверхности позвонка обнаруживается, что его можно разделить на тонкую кайму, к которой прикреплены четыре мышцы, с помощью которых он соединяется со своим преемником и предшественницей, и центральную часть, на которой расположены бугорки и ямки, с помощью которых он сочленяется со следующим позвонком.

Одновременное сокращение двух верхних мышц заставляет руку сгибаться вверх. Сокращение двух нижних мышц сгибает его вниз, в то время как движение в сторону осуществляется за счет сокращения верхней и нижней мышцы одной и той же стороны. На проксимальной поверхности центральной части позвонка имеется центральная выпуклость и две вентролатеральные выпуклости, срединная вентральная впадина и две дорсолатеральные впадины, а на дистальной поверхности имеются впадины, соответствующие выпуклостям на проксимальной стороне и *наоборот* (рис. 210, В). Эти бугорки и впадины ограничивают перемещение одного позвонка на другой, так что, хотя руки могут неограниченно сгибаться из стороны в сторону, их нельзя согнуть в вертикальной плоскости. При осмотре нижней поверхности позвонка по обе стороны от центральной бороздки видны два круглых отверстия, дистальное и проксимальное. Дистальная пара предназначена для прохождения каналов, соединяющих радиальный водный сосуд со щупальцами, эти каналы частично пересекают вещество позвонка; проксимальная пара предназначена для нервов, идущих к продольным мышцам, которые также перфорируют часть вентральной границы позвонка.

Чтобы понять аномальное обстоятельство, заключающееся в том, что каналы, идущие к щупальцам, на самом деле перфорируют позвонки, необходимо четко иметь в виду, что основа стенки тела у всех иглокожих представляет собой студенистую массу с находящимися в ней амебоцитами, которым мы должны приписать способность выделять карбонат извести, и все, что мы должны предположить в случае офиуроидов, это то, что кальцификация распространилась наружу от исходных амбулакральных косточек в окружающее желе, охватывая любые органы, которые случайно пересекли его.

Когда косточки руки продвигаются внутрь по направлению к рту, видно, что они претерпевают глубокую модификацию, образуя путем соединения с соответствующими косточками соседних рук структуру, называемую каркасом рта. Общий характер этой модификации аналогичен той, которая затрагивает первые амбулакральные и адамбулакральные косточки в плечах Астероида, но у офиуроидов изменения гораздо более глубокие. Первый видимый позвонок состоит из двух разделенных половинок, и каждая

срастается с первой адамбулакальной (латеральной) пластинкой, которая, в свою очередь, прочно соединена с соответствующей пластинкой в соседнем плече. Таким образом формируется "челюсть", как называется выступ. Расширения полости рта между соседними челюстями называются "углами рта". К вершине каждой челюсти прикреплена пластинка, несущая вертикальный ряд из семи коротких тупых шипов, называемых "зубами" (рис. 212, *p*). Пластинка называется "torus angularis" (рис. 211, *T*), а на ее вентральном крае имеется пучок шипов, которые называются "зубными сосочками" (рис. 208, *m.n.*). На верхней стороне челюсти находится пара пластинок, называемых "перистомиальными пластинками". Эти диски, которых по два в каждой лучевой кости, по одному на каждой челюсти, обрамляющей лучевую кость, возможно, представляют собой разделенные половины первого позвонка, при этом кажущийся первый позвонок на самом деле является вторым. На боковой стороне челюсти имеется дорсально желобок для водно-сосудистого кольца и нервного кольца (рис. 212, *N^{er}*), а под ним желобок для первого щупальца и пора для второго, оба из которых выходят непосредственно из кольцевого канала; под ними у большинства *Ophiuroidea*, но не у *Ophiothrix*, находится ряд тупых треугольных шипиков, называемых "ротовыми сосочками" (рис. 212, *pⁱ*).

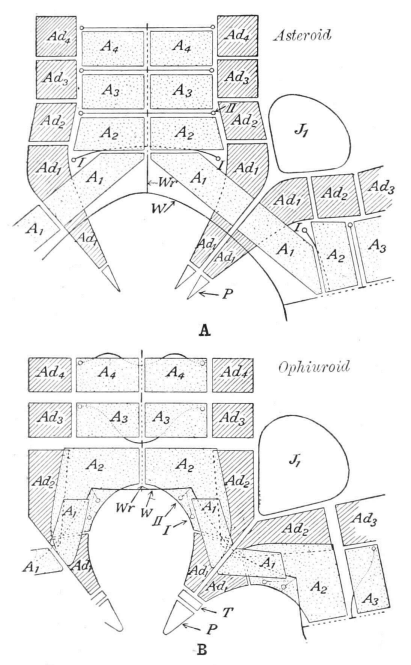


Рис. 211.-Диаграммы, показывающие модификацию амбулакальных и адамбулакальных косточек для формирования каркаса рта. А - Астероид; В - Офиуроид. *A₁-A₄*, первые четыре амбулакальные косточки; *Ad₁-Ad₄*, первые четыре адамбулакальные косточки; *J₁*, первая пластинка интеррадиуса (у офиуроидов - щечный щиток); *P*, шипы челюсти (у офиуроидов - зубы); *T*, угловая кость; *W*, водоносное кольцо; *Wr*, радиальный водоносный сосуд; *I, II*, первые две пары трубчатых ножек. (В честь Людвига.)

Слова "челюсть" и "зуб" вводят в заблуждение. Нет никаких свидетельств того, что челюсти Хрупкой звездочки когда-либо использовались для измельчения пищи, но благодаря мышцам, прикрепляющим их к первому полному позвонку в руке, их можно поворачивать вниз, чтобы значительно увеличить рот, и снова поворачивать вверх и внутрь, когда они образуют превосходное сито для предотвращения попадания крупных частиц. Чтобы обеспечить такое широкое движение, суставные грани на проксимальной поверхности первого позвонка были значительно изменены; срединный бугорок и ямка исчезли, а дорсо-боковые ямки приподняты на поверхности отростков, так что имеются все четыре отростка, два из которых сочленяются с одной половиной челюсти.

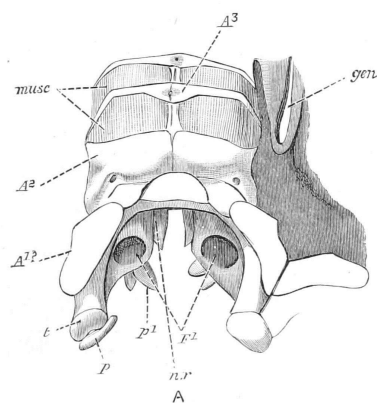


Рис. 212. Вид сбоку на каркас рта *Ophiarachna incrassata*. $\times 4$. A^1 ?, перистомиальная пластинка, возможно, половина первого позвонка; A^2 , половина второго позвонка; A^3 , третий позвонок; F^1 , поры для пары щупалец; *gen*, генитальная чешуя, лежащая рядом с отверстием генитальной сумки; *musc*, продольные мышцы, соединяющие позвонки; *n.r.*, канавка для нервного кольца; *p*, зуб; *p¹*, ротовой сосочек; *t*, угловой тор. (В честь Людвига.)

Рот может быть сужен, а челюсти втянуты внутрь по направлению к центру за счет одновременного сокращения пяти мышц (*musc. tr*, рис. 213) каждая, которые соединяют две половины челюсти.

Переходя теперь к скелету **диска**, мы замечаем, что с тыльной стороны он состоит из плотно прилегающей мозаики мелких пластинок, которые обычно скрыты от глаз покровом из мельчайших шипиков. Напротив вставки каждого рычага, однако, имеется пара больших треугольных пластин ("радиалов"), которые выходят наружу к периферии и укрепляют ее, подобно ребрам в зонтике. У *Ophiothrix* эти радиальные пластинки всегда обнажены, даже когда остальные спинные пластинки скрыты шипами. На нижней поверхности имеется аналогичное покрытие; но к челюстям примыкают пять больших, более или менее ромбовидных пластинок, называемых "щечными щитками" (рис. 211, J_1), на одной из которых открываются несколько мадрепорических пор, которыми обладает животное. К боковым сторонам щечных щитков прикреплены "боковые ротовые щитки", которые на самом деле являются адамбулакральными пластинками, принадлежащими ко второй паре адамбулакальных пластинок, образующих основную массу челюстей. Далее, на нижней стороне диска, с каждой стороны каждой дужки имеется длинная узкая щель — отверстие генитальной сумки (рис. 208, *рис.б*), так что имеется десять генитальных сумок. "Генитальная сумка" (рис. 214) представляет собой мешочек, выстланный реснитчатой эктодермой, выступающей внутрь диска. Она называется генитальной, потому что отверстия половых органов расположены на ее поверхности; однако ее основная функция - дыхательная: реснички обеспечивают постоянный приток внутрь пресной морской воды, содержащийся в которой кислород диффундирует через тонкую стенку мешочка в целомическую жидкость. Отверстие сумки укреплено с радиальной стороны стержнеобразной косточкой, "генитальной пластинкой", а с интеррадиальной стороны косточкой, называемой "генитальной чешуей" (рис. 212, *gen*), а у *Ophiothrix* внешний конец лучевой пластинки сочленяется с внешним концом генитальной пластинки. Мышцы соединяют две пластины, идущие по обе стороны от сустава.

Наблюдения за *Ophiothrix*^[460] показывают, что у этого вида во всяком случае радиальные пластинки могут быть подняты или опущены. Когда они подняты, центр диска поднимается в виде конуса, и вода всасывается в половые сумки, тогда как когда они опущены, сумки

сжимаются и вода выталкивается. Это принудительное дыхание, по-видимому, вступает в игру, когда запас кислорода становится скудным.

The **Пищеварительный канал** *офиотрикса* представляет собой простой уплощенный мешочек (рис. 213). Он лишен заднего прохода и не может быть выворачиваем через рот. В каждой межрадиальной доле диска имеется горизонтальный мешочек. Мешочек прикреплен к дорсальной стенке целома многочисленными брыжейками, волокнистыми тяжами, пересекающими целомическую полость и покрытыми с внешней стороны целомическим эпителием. К каркасу рта он прикреплен круглой мембраной, которая, как у нас есть основания полагать, является нефункционирующим остатком втягивающих мышц желудка *Asteroidea*. У молодого Астероида есть похожий слой мембраны, который позже распадается на десять втягивающих полос.

Простое строение пищеварительного тракта, по-видимому, коррелирует с чрезвычайно простым характером пищи. *Офиотрикс* питается самым поверхностным слоем ила на дне моря. Этот осадок частично состоит из микроскопических водорослей и частично из разлагающегося органического вещества, и от него гораздо легче избавиться, чем от живых животных, на которых охотится Морская звезда. Пища загребается в рот первыми двумя, или "щечными", парами трубчатых ножек на каждом луче.

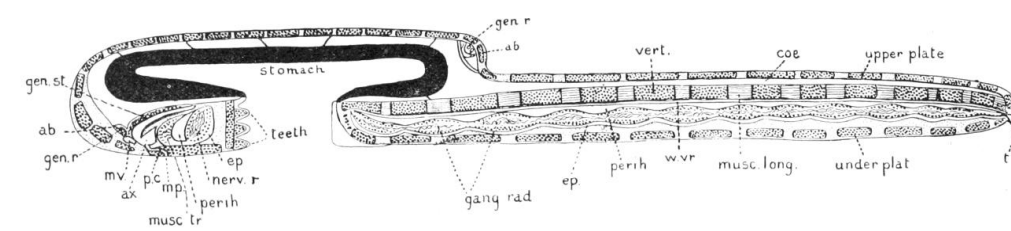


Рис. 213.— Продольный разрез диска молодого офиуроида, проходящий вдоль одного плеча и середины противоположного интеррадиуса. (Схема составлена по фактическому сечению *чешуйчатой амфиуры*.) *ab*, Аборальный синус (дорсальный в лучевой кости, вентральный в межлучевой); *ax*, аксиальный синус; *coe*, дорсальный целомический канал руки; *ep*, эпинеуральный канал; *gang.rad*, ганглий лучевого нерва; *gen.r*, генитальный стержень, содержащийся в аборальном синусе; *gen.st*, генитальный столон; *tr*, мадрепорическая пора; *musc.long*, продольная мышца руки; *musc.tr*, поперечная мышца, соединяющая две половины каждой челюсти; *mv*, споровый пузырь; *nerv.r*, нервное кольцо; *pc*, канал пор; *perih*, перигемальный канал; *vert*, позвонок; *w.vr*, радиальный водный сосуд.

The **Водно-сосудистая система** претерпела интереснейший набор модификаций, которые можно объяснить тем фактом, что ножки-трубки почти, если не совсем, утратили свою двигательную функцию и теперь используются как органы осязания. Ампула, или раздутый внутренний конец ножки трубки, исчезла, и верхний конец органа напрямую соединен с радиальным каналом посредством изогнутого канала, который пересекает самый внешний выступ позвонка, появляясь на его поверхности в углублении на внешней стороне дорсального латерального бугорка на дистальной стороне косточки. Как и у *Asteroidea*, здесь есть клапаны, которые регулируют поступление жидкости в трубку-ножку. Канал камня представляет собой изогнутую трубку простого круглого сечения с чрезмерно узким отверстием, которая проходит от водно-сосудистого кольца *вниз* к мадрепориту (рис. 213, *tr*), расположенному на одной из щечных щек. Мадрепорит в *Офиотриксе*, как и в большинстве Хрупких Звезд, представляет собой чрезвычайно рудиментарную структуру, состоящую из одной или двух пор, ведущих в такое же количество поровых каналов. Из каждого интеррадиуса, за исключением того, в котором находится каменный канал, большой полиановый пузырек свисает с водно-сосудистого кольца в целом.

Мы видели, что в *Asteroid* ампула использовалась как луковица пипетки, чтобы нагнетать жидкость из ножки трубки вниз, к наконечнику, чтобы прижать присоску к субстрату. Но когда ножка-трубка используется в качестве органа чувств, нескольких круглых волокон вокруг ее верхнего конца достаточно, чтобы обеспечить необходимое удлинение. Поскольку растяжение больше не является очень энергичным действием, потеря жидкости при транссудации, вероятно, стала незначительной, и, следовательно, каменный канал и мадрепорит, функция которых заключается в восполнении потери, уменьшились в размерах. Однако любопытная вентральная кривизна каменного канала обусловлена другой причиной. У очень молодых офиуроидов мадрепорит находится на краю диска, и каменный канал простирается горизонтально наружу; и у некоторых *Asteroidea* его течение имеет аналогичное внешнее направление. По мере развития дорсальные межрадиальные области диска молодого офиуроида разрастаются в доли, образуя заметный взрослый диск и выталкивая мадрепорит, а вместе с ним и канал камня, вниз, к вентральной поверхности.

Поры мадрепорита в *Офиотриксе*, как и некоторые поры в Астероиде, открываются не непосредственно в каменный канал, а в **аксиальный синус** (рис. 213, *ax*). Это большой яйцевидный мешок, выстланный тонким эпителием, лежащий между каналом камня и рамой рта, поскольку, конечно, он участвует в вентральном вращении канала камня. Его открытое соединение с каменным каналом было легко распознано Людвигом, который назвал его по этой причине "ампулой".^[461] Название "осевой синус" было ошибочно присвоено другой полости, которая будет упомянута в связи с половыми органами.

Радиальные **перигемальные пространства** рукавов открываются в "перигемальное кольцо", представляющее внешнее перигемальное кольцо Астероидов; но осевой синус не имеет такого расширения, которое образует внутреннее перигемальное кольцо у морских звезд. Так называемые оральные кольцевые и радиальные **кровеносные сосуды** находятся в положении, аналогичном соответствующим структурам у *Asteroidea*.

Можно было бы ожидать, что **nervous system** сильно изменилась, поскольку деятельность Хрупких Звезд сильно отличается от деятельности Морских звезд. Действительно, в Животном мире существует универсальное правило, согласно которому одновременно с увеличением размера и активности мышцы происходит соответствующее увеличение количества ганглиозных клеток, которые ее контролируют. Точный радиальный разрез руки показывает, что в промежутках между двумя позвонками имеется ганглиозный отек нервного канатика. Как и у астероидов, на нижней поверхности спинного мозга, примыкающей к эпинеуральному каналу, имеются не только эктодермальные ганглиозные клетки, но и целомические ганглиозные клетки, происходящие со дна радиального перигемального канала. Количество обеих этих категорий клеток в ганглии значительно увеличено. Из дорсальных клеток возникает пара крупных нервов, которые проходят непосредственно вверх и снабжают большие межпозвоночные мышцы. Из промежутка между ганглиями прямое продолжение вентральной части нервного канатика, так называемого педального нерва, тянется вдоль боковой стороны щупальца, как у Астероидов. У офиуроидов он разрастается в ганглий, полностью окружающий щупальце и отдающий нервы к поверхностям руки, которые заканчиваются кутикулой.

Там, где лучевой канатик соединяется с нервным кольцом, находится крупный ганглий, и из-за более специализированного состояния нервной системы отрезанная рука офиуроида гораздо более беспомощна, чем рука Астероида. Он не будет выполнять "спасательных

движений" и долгое время остается жестким при ударе о сечение; в конце концов, он просто совершает рефлекторные движения при стимуляции.

Прейер^[462] попытался проверить "интеллект" офиуроидов, наблюдая, как они приспосабливаются к обстоятельствам, с которыми, можно было бы справедливо предположить, они никогда не сталкивались в своем обычном опыте. С этой целью он перекинул через руку образца кусок каучуковой трубки, которая плотно прилегал к нему. Он обнаружил, что животное сначала попыталось уйти, прижимая обремененную руку к земле, так что кусок трубки был стерт. Затем она была заменена более плотно, чем раньше; животное, попробовав первый метод безрезультатно, размахивало рукой взад-вперед в воде, пока резина не уплыла. В третьем эксперименте животное прижимало резинку к земле соседней рукой и вытягивало обремененную руку. Когда резинку заменили в четвертый раз, животное сбросило ее ногой, попеременно нажимая на нее соседними руками. Наконец, когда резина была надета так прочно, что все вышеупомянутые методы не сработали, рука была отломана. Из этого Прейер делает вывод, что офиуриды обладают высокой степенью интеллекта; но в этом можно усомниться, и читателя отсылают к отчету об экспериментах Экскюля, приведенному в следующей главе. Однако нет никаких сомнений в том, что *Ophiuroidea* на сегодняшний день являются наиболее активными из всех иглокожих, и это, естественно, можно было бы соотнести с более высоким психическим развитием.

Лучевой нерв заканчивается концевым щупальцем, защищенным срединной пластинкой на конце руки; но глаза, подобные тем, что встречаются у Астероидов, отсутствуют, и животное, по-видимому, нечувствительно к свету.

The **Репродуктивная система** у офиуроидов состоит из генитального столона, переходящего на своем дистальном конце в генитальный стержень, который проходит по кругу вокруг диска, заключен в "аборальную пазуху" (рис. 213, *ab*) и расширяется, образуя гонады (семенники или яичники), где он переходит на внутреннюю сторону генитальных сумок. Генитальный столон (рис. 213, *gen.st*) представляет собой компактный яйцевидный орган, часто называемый из-за его формы "яйцевидной железой". Он расположен близко к каменному каналу и, как у морских звезд, врезается во внешнюю стенку осевого синуса; но, в отличие от столона Астероида, он отделен от общего целома пространством, внутреннюю стенку которого он образует, а внешнюю образован листом мембраны. Эту полость следует тщательно отличать от аксиальной пазухи *Asteroidea*, которой она, как предполагалось, когда-то соответствовала; на самом деле она образована карманообразным врастанием общей целомы в перегородку, отделяющую ее от аксиальной пазухи. Клетки, образующие внутреннюю сторону этого кармана, образуют примитивные зародышевые клетки, которые составляют основную массу яйцевидной железы; клетки внешней стороны остаются тонкими. Полость врастания изолирована от общей оболочки, но сохраняется на протяжении всей жизни. У астероидов происходит аналогичное врастание, но обе стенки утолщаются и превращаются в зародышевые клетки, и полость исчезает, и, как и у *Asteroidea*, значительное количество зародышевых клеток в столоне дегенерирует.

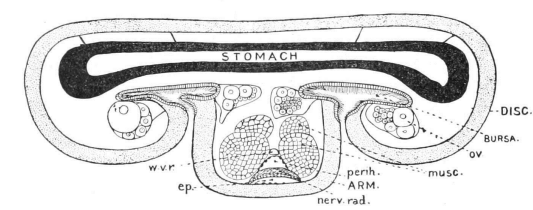


Рис. 214.— Схема тангенциального сечения по краю диска офиуриды, показывающая взаимосвязь диска, плеча и генитальных сумок. *ep*, эпиневральный канал; *musc*, продольная мышца руки; *nerv.rad*, канатик лучевого нерва; *ov*, яичник; *perih*, радиальный перигемальный канал; *w.v.g*, радиальный водный сосуд.

Генитальный стержень (рис. 213, *rod r*) представляет собой вырост дистального конца генитального столона, который проходит по полному кругу вокруг диска. Рахис, однако, не везде лежит в одной плоскости, но его волнообразный ход свидетельствует об искажении, которому подвергся диск. В радиусах он, как и у Астероида, дорсальный; но в интеррадиусах он вентральный, причем эта вентральная часть, подобно каменному каналу и аксиальной пазухе, была опущена преобладающим ростом дорсальных частей диска. Она повсюду окружена аборальной пазухой, которая, как и у Астероидов, является выростом целома. Рахис встроен в пучок измененной соединительной ткани, к которому мы можем (как в случае с *Астериями*) применить название "аборальное кровяное кольцо". Как на центральной, так и на периферической сторонах этой пазухи расположены вертикальные мышцы, соединяющие половые и радиальные пластинки, которые вызывают уже упомянутые дыхательные движения. Непосредственно над мадрепоритом, на конце генитального столона, находится небольшое, полностью замкнутое пространство, которое по своему положению соответствует мадрепорическому пузырьку астероидов и представляет собой правый гидроцель (рис. 213, *mv*). Когда рахис проходит над половой сумкой, от него отходят ответвления, которые набухают, образуя половые органы. У *Ophiothrix* есть по одному такому органу с каждой стороны каждой сумки, но у других родов (ср. *Ophiarachna*) большое количество мелких. Половые органы сбрасываются в воду через сумки.

Классификация Ophiuroidea.

Прежде чем приступить к изучению классификации хрупких звезд, необходимо дать некоторое представление о диапазоне структур, встречающихся в этой группе.

Количество радиусов. Число ветвей редко увеличивается и вряд ли когда—либо превышает шесть; у нескольких видов (каждый изолированный в своем роде) их шесть, и в одном случае (*Ophiactis virens*), во всяком случае, это связано с силой поперечного деления. У многих кладофиур ветви разветвляются многократно, так что, хотя радиусов всего пять, конечных ветвей довольно много.

Позвонки.—Позвонки различаются по способу сочленения друг с другом. У *Ophiothrix fragilis*, взятого за тип, который в этом отношении напоминает подавляющее большинство видов (*Zygophiurae*), бугорки и ямки на лицевых сторонах позвонков препятствуют сгибанию рук в вертикальной плоскости. У *Ophioteresis* (рис. 210, A) и некоторых родственных родов (*Streptophiurae*) бугорки почти устарели, и руки могут свободно сворачиваться в вертикальной плоскости; в то время как у *Gorgonocephalus* и *Astrophyton* (*Cladophiurae*) руки многократно разветвляются, а позвонки имеют седловидные сочленяющиеся поверхности, так что они обладают способностью обвиваться вокруг внешних объектов, подобно змеям. У *офиохелуса* (рис. 216) каждый позвонок состоит из двух стержнеобразных пластинок, расположенных параллельно длинной оси плеча и сросшихся с обоих концов, но расходящихся посередине, оставляя между ними отверстие.

Накладки, прикрывающие руки.—Накладки на плечи являются наиболее изменчивыми. Они могут быть окружены небольшими дополнительными пластинками (*офиофолис*) или двойными (*Офиотерез*). У всех (?) *Cladophiurae* и большинства *Streptophiurae* они

отсутствуют, заменяясь мельчайшими известковыми гранулами. Подрукавные пластинки отсутствуют при *офиотерезе* и в дистальной части дужек у многих кладофиур. Боковые нарукавные пластины присутствуют постоянно, и у большинства кладофиур сходятся на средней линии ниже.

Колючки на руках.—Колючки, находящиеся на боковых покровных пластинках рук, сильно различаются по характеру. У *Ophiura* и ее союзников они короткие и гладкие, проходят по заднему краю плеча и направлены назад; но у большего числа родов они проходят ближе к центру пластинки и направлены наружу под прямым углом к плечу. Они могут быть покрыты небольшими шероховатостями, как у *Ophiothrix* (рис. 215, В), когда говорят, что они шероховатые; или эти шероховатости могут стать вторичными шипиками, как у *Ophiacantha* (рис. 215, Б), когда говорят, что они колючие. У *офионтерона* все шипы, находящиеся на одной пластинке, объединены кожной паутиной, образующей плавательный орган. Маленькие пластинки, защищающие концы щупалец (чешуйки щупалец), могут отсутствовать или, реже, быть двойными. У *Cladophiurae* наблюдается регулярный переход от щупальцевой чешуи к плечелопаточной; щупальцевая чешуя является лишь самым маленьким из серии боковых шипов.

Настоящие **педицеллярии** неизвестны среди *Ophiuroidea*, поскольку у них больше нет мягкой эктодермы для защиты, но в некоторых случаях, как, например, у *Ophiohelus*, обнаруживаются маленькие крючки, подвижные на прикорневой части, прикрепленной к плечам, которые могут представлять собой остатки таких органов (рис. 216). Похожие крючки обнаружены у молодых *Ophiothrix fragilis* сразу после метаморфозы и у всех кладофиур, заменяющих в последнем случае отростки в дистальной части руки.

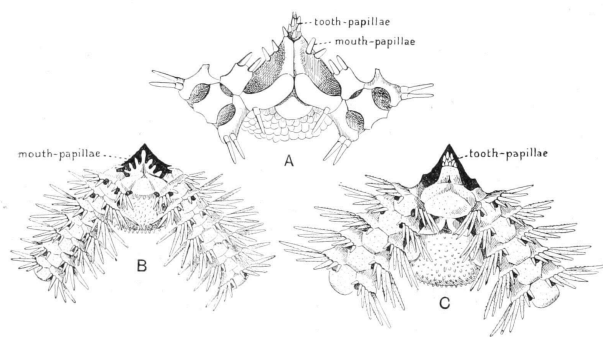


Рис. 215.— Три типа обрамления рта, обнаруженные у зигофиур. А, *Ophioscolex*, × 10; В, *Ophiacantha*, × 6; С, *Ophiothrix*, × 6. (По Лайману.)

Обрамление рта. В общих чертах этот орган практически не отличается по всей группе, но в отношении шипов, которые находятся по бокам челюстей (ротовые сосочки) и на их вершинах (зубы и зубные сосочки), различия очень велики. Зубы присутствуют всегда. Ротовые сосочки присутствуют очень часто, зубные - реже, и только у ограниченного числа родов (*Ophiocoma* и их союзников) ротовые и зубные сосочки присутствуют одновременно.

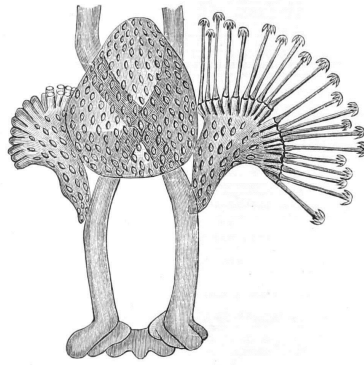


Рис. 216.— Часть руки *Ophiurus umbellus*, около дистальной оконечности, обработанная поташем, чтобы показать скелет, × 55. Видно, что позвонки состоят из двух изогнутых стержней, соединенных на концах. Треугольные боковые пластины имеют ряд подвижных крючков, которые сочленяются с базальными выростами пластины. (В честь Лаймана.)

Скелет диска.— Обычно он состоит из мозаики пластинок разного размера, но в некоторых случаях (*Ophiurus*, большинство Streptophiurae и Cladophiurae) они, за исключением радиальных и половых органов, полностью отсутствуют, и диск тогда довольно мягкий и покрыт столбчатым эпителием, стойкой эктодермой. Даже щечные щитки могут исчезнуть. У *офиохелуса* отсутствуют радиальные щитки. Во многих случаях (*Ophiothrix* и *Ophiocoma*) все спинные пластинки, кроме радиальных, скрыты от глаз покровом из мелких шипиков. У некоторых родов (*Ophiopyrgus*) в центре верхней части диска расположены пять больших пластинок, которые были названы "чашечками" из-за ошибочного сравнения с пластинками, образующими чашечку у пелматозоидов, но между двумя наборами структур нет никакой связи.

The **Мадрепорит** обычно довольно рудиментарный, но в кладофиурах может быть пять madreporites, каждый примерно с 200 порами, и, конечно, пять каменных каналов.

Количество **половых органов** очень сильно варьируется. У маленькой *чешуйчатой амфиуры* есть две гонады, яичник и семенник, прикрепленные к каждой сумке, но у более крупных видов их может быть гораздо больше.

Мы следуем классификации Белла,^[463] согласно которой Ophiuroidea подразделяются в зависимости от способа, которым позвонки накладываются друг на друга (см. рис. 210), на три основных отряда, поскольку эти движения имеют первостепенное значение в их жизни.

(1) **СТРЕПТОФИУРЫ**, у которых поверхности позвонков имеют рудиментарные бугорки и соответствующие углубления, так что дужки могут быть свернуты в вертикальной плоскости. Они считаются самыми примитивными из Ophiuroidea.

(2) **ЗИГОФИУРЫ**, у которых поверхности позвонков имеют бугорки и впадины, препятствующие их скручиванию в вертикальной плоскости.

(3) **КЛАДОФИУРЫ**, у которых ветви могут быть свернуты, как в (1), и в большинстве случаев раздвоены. Зубов нет; отростки рук представляют собой сосочки, покрывающие пластины рук редуцированы до гранул.

Отряд I. Streptophiurae.

Это не очень четко определенный отряд; он включает несколько родов, промежуточных по своим признакам между Cladophiurae и Zygorphiurae, и считается, что это самые примитивные офиуриды из ныне живущих. Она не делится на семьи. Позвонки имеют рудиментарные сочленяющиеся поверхности, с двумя низкими выступами и соответствующими впадинами с каждой стороны, и поэтому они способны перемещаться в вертикальной плоскости, как у кладофиур; плечи никогда не разветвляются, и, кроме того, они всегда несут на себе, по крайней мере, боковые подлокотники. На британском побережье виды этого отряда не встречаются, но *пятиугольная офиомикса*, у которой спинная часть диска представлена только мягкой кожицей, распространена в Средиземноморье.

Офиотерез лишен вентральных пластинок на плечах и, по-видимому, обладает открытой амбулакральной бороздкой, хотя эта точка не была проверена на срезах. У *Ophiohelus* и *Ophiogeron* есть позвонки, в которых сохраняются следы двойного происхождения (см. стр. [491](#)).

Порядок II. Зигофиуры.

В эту группу входят все распространенные и наиболее известные британские формы. Они разделены на пять семейств, все из которых представлены в британских водах.

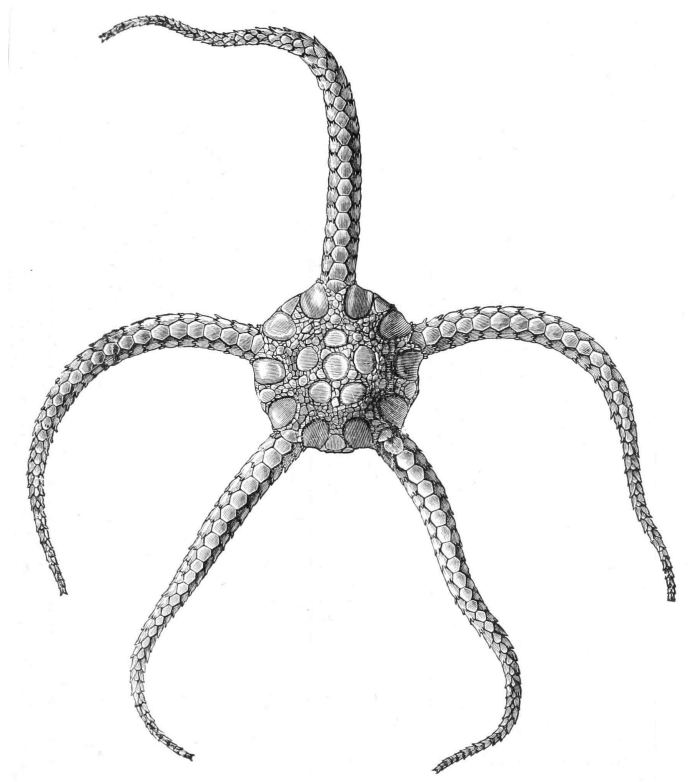


Рис. 217.— Вид *Офиоглифа* (*Ophiura*) *bullata* сверху. × 3. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 1. Ophiolepididae.^[464]—Рука, вставленная в определенную щель в диске, или (выражая тот же факт другим способом) междирадиальные доли, из которых состоит диск, не

полностью соединены. Радиальные щитки и спинные пластинки голые. Плечевые шипы гладкие и расположены на задней границе боковых плечевых пластинок.

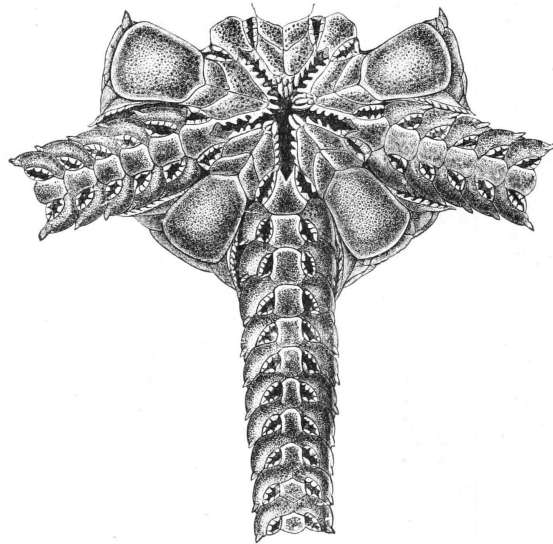


Рис. 218.— Устный вид *Офиоглифа* (*Ophiura*) *булата*. × 5. (От Уивилла Томсона.)

В это семейство входят все хрупкие Звезды гладкого фарфорового вида, снабженные только короткими шипами. Форбс^[465] назвал их песчаными звездочками, поскольку их короткие шипы делают этих животных неспособными рыть норы или хорошо лазать, и поэтому они, по-видимому, сравнительно быстро передвигаются по твердой почве, песку, гравия или илистому песку, и они достаточно активны, чтобы ловить мелких червей и ракообразных. Добычу захватывают, обвивая ее одной из рук.

Один род, *Ophiura*, довольно распространен у побережья Великобритании, будучи представлен *O. ciliaris* и *O. albida*; первый является более распространенным. Родственный вид, извлеченный из грунта его превосходительством "Челленджер", представлен на рис. 217 и 218.

Ophiomusium (рис. 219) - очень своеобразный род. Ротовые сосочки с каждой стороны каждого угла рта сливаются, образуя бритвообразный выступ с каждой стороны каждого угла рта (рис. 220). Руки короткие, а подиумы развиты только у оснований рук. У *Ophiopyrgus* спинная поверхность приподнята в виде конического возвышения, защищенного центральной пластинкой, окруженной пятью большими пластинками.

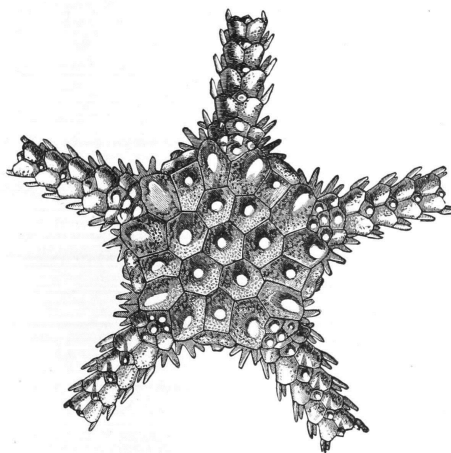


Рис. 219. Вид со стороны *Ophiomusium pulchellum*. × 7. (От Уивилла Томсона.)

В остальных четырех семействах дужки расположены на нижней поверхности диска; другими словами, межрадиальные доли, из которых состоит диск, полностью срослись дорсально; и шипы выступают под прямым углом к дужке.

Семейство 2. *Amphiuridae*.—Ротовые сосочки присутствуют, но зубных сосочков нет; радиальные щитки голые; маленькие щитковые щитки.

Наиболее интересной хрупкой звездой, принадлежащей к этому семейству, является *Amphiura squamata (elegans)*, небольшой формы, с диском диаметром около $\frac{1}{4}$ дюйма, покрытым голыми пластинками. Это гермафродит и живородящий, детеныш завершает свое развитие внутри сумки матери. Иногда весь диск, за исключением каркаса рта, отделяется и регенерируется. По-видимому, это приспособление, позволяющее детенышам сбежать. Три других вида *Amphiura* обитают в британских водах.

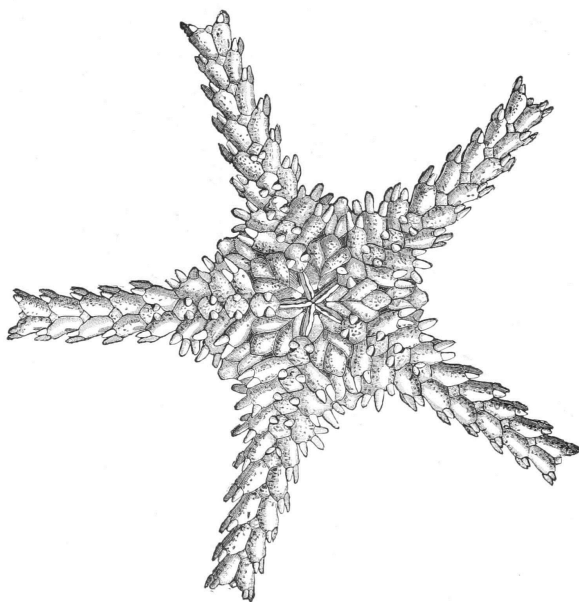


Рис. 220.—Оральный вид *Ophiomusium pulchellum*. $\times 7$. (От Уивилла Томсона.)

Ophiactis - еще один род, принадлежащий к этому семейству, отличающийся от *Amphiura* более короткими плечами и более гладкими шипами. Он обитает в щелях между твердым гравием. Британский вид, *O. balli*, не представляет особых особенностей, представляющих интерес, но неаполитанский *O. virens* - экстраординарная форма. У него шесть рукавов, три из которых обычно больше трех других, поскольку он всегда подвергается процессу поперечного деления, при котором каждая половина восстанавливает недостающую часть. В нем от 1 до 5 каменных каналов, число которых увеличивается с возрастом; многочисленные полиовезикулы на длинных ножках в каждом междолевом канале и, кроме того, ряд длинных трубчатых каналов, которые отходят от кольцевого канала и переплетаются между внутренними органами.^[466] Все каналы водно-сосудистой системы, за исключением каменных каналов, содержат безъядерные тельца, несущие гемоглобин,^[467] дыхательная способность которых компенсирует потерю половых сумок, которые имеют полностью исчез.

Офиофолис отличается от предыдущих родов зернистым покрытием своих спинных пластинок; в то время как у *Ophiacantha* эти гранулы развиваются в выступающие шпинелеты, а отростки рук также колючие. *Ophiopholis aculeata* встречается стаями в ответвлениях залива Ферт-оф-Клайд и представляет собой наиболее примечательную серию вариаций окраски. *Офиопсила* - близкородственная форма, отличающаяся крупными перистомиальными пластинками.

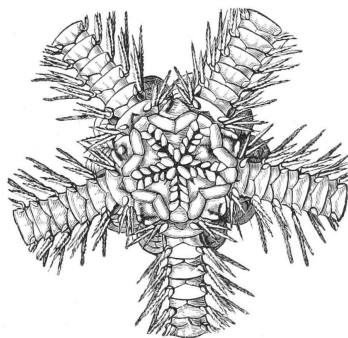


Рис. 221.—Оральный вид *Ophiacantha chelys*. × 4. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 3. Ophiocomidae. Присутствуют как ротовые, так и зубные сосочки; [\[468\]](#) отростки рук гладкие, а диск покрыт гранулами.

Ophiocoma nigra - единственный распространенный британский представитель этого семейства. У этого вида пластинки спинной поверхности полностью скрыты от глаз покровом из гранул. *Офиарахна*.

Семейство 4. Ophiothricidae.— Присутствуют только зубные сосочки, ротовые отсутствуют; колючки на руках шероховатые или колючие.

Это семейство представлено только *Ophiothrix fragilis*, который, возможно, является наиболее распространенным из всех британских офиуроидов и был выбран в качестве вида для специального описания.

Спинка покрыта шипиками, однако треугольные радиальные пластинки обнажены. Это создает эффект контраста, который подсказал название *pentaphyllum*, ранее использовавшееся некоторыми натуралистами для обозначения этого вида. Встречается стаями и отличается вариациями окраски, почти такими же заметными, как у *офиофолиса*. *Офиоптерон*, вероятно, является плавающим офиуроидом, поскольку боковые шипы каждого сегмента руки соединены кожной паутиной.

Отряд III. Кладофиуры.

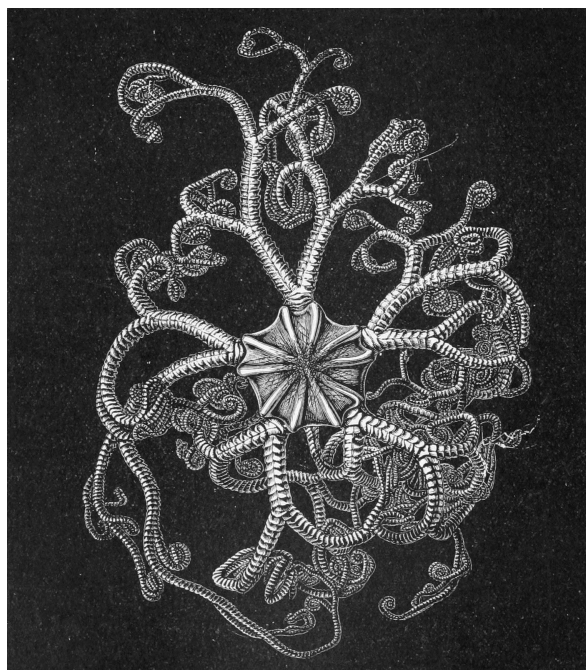


Рис. 222.— Вид молодого *Astrophyton linckii* слева, слегка увеличенный. (От Уивилла Томсона.)

Они, как и *Streptophiuræ*, обладают способностью перекачивать руки в вертикальной плоскости, но сочленяющиеся поверхности позвонков хорошо развиты и имеют седловидную форму. Дорсальная поверхность диска и плеч покрыта толстой кожей с мелкими кальцификатами. Отсутствуют плечевые пластинки. Радиальные пластинки присутствуют всегда, хотя иногда представлены линиями чешуек. Отряд делится на три семейства, два из которых представлены в британских водах.

Семейство 1. *Astroschemidae*.—Ветви неразветвленные. *Астроникс* сравнительно распространен в морских озерах Шотландии. На плечах имеется ряд подушкообразных выступов, представляющих собой боковые пластины и несущих шипы. *Астросхема*.

Семейство 2. *Trichasteridae*.—Ветви раздвоены только на дистальных концах. *Трихастер*, *Астрокнида*.

Семейство 3. Эвриалиды.—Руки раздвоены до основания. *Горгоноцефалов* иногда ловят на глубоководье у северного побережья Шотландии. В нем ветви многократно разветвляются, так что образуется правильная корона из переплетающихся ветвей. Животное, очевидно, цепляется ими за внешние предметы, поскольку его часто ловят в рыбацкие сети с руками, обмотанными вокруг сеток. Говорят, что генитальные сумки представлены щелями, которые открываются непосредственно в целомудрие. (Лайман описывает целомию как разделенную на десять отсеков расходящимися перегородками; возможно — даже вероятно, — что это действительно сумки.) Родственный вид распространен в заливе Фанди, где обитает на сравнительно мелководье. *Астрофитон* (рис. 222) тесно связан с *горгоноцефалами*, отличаясь лишь незначительными особенностями. Сомнительно, оправдано ли разделение этих двух родов.

Ископаемые *Ophiuroidea*.Офиуroidеи довольно редко представлены среди окаменелостей, но в силуре и девоне встречается ряд очень интересных форм, которые по своему характеру являются промежуточными между морскими звездами и Хрупкими светилами, и которые,

следовательно, по всей вероятности, были тесно связаны с общими предками современных офиуроидов и Астероидов. Джекедь ^[469] недавно значительно расширил наши знания об этих примитивных формах и описал ряд новых родов. Таким образом, *Эофиура* из Нижнего Силура имеет открытую амбулакральную бороздку, а позвонки представлены чередующимся рядом квадратных косточек, каждая из которых имеет глубокие бороздки на нижней поверхности для приема щупальца, которое еще не было (как у современных форм) заключено в позвонок. Боковые, или адамбулакральные, пластинки простирались горизонтально наружу, и каждая имела ряд шипов по внешнему краю.

Примечательным фактом является то, что там, где половины позвонков (*т.е.* амбулакральные косточки) расходятся, образуя углы рта, таким образом поражается не менее пяти или шести позвонков, а не только два, как у современных форм. Однако настоящая "челюсть", по-видимому, как и у современных форм, состоит только из первого адамбулакрального отдела, сросшегося со вторым амбулакральным, так что вместо заключения Джекедя о том, что "челюсти" современных форм являются результатом слияния пяти или шести позвонков, что потребовало бы исчезновения ряда щупалец, мы можем предположить, что зияющие "углы" этих старых форм, так сказать, зажили, за исключением их самых внутренних частей.

У *богемуры*, которая относится к несколько более молодому слою, структура во многом такая же, но желобок в амбулакральной косточке для щупальца превратился в канал, а сам амбулакральный желобок начал закрываться на кончике руки из-за слияния адамбулакральных костей.

В *Symptetura*, девонской форме, описанной Батером, ^[470] две амбулакральные пластинки каждой пары полностью срослись, образовав позвонок, но все еще имеется открытая вентральная борозда и нет вентральных пластинок.

В триасе встречается замечательная форма *Aspidura*, у которой были короткие треугольные руки, в которых поры щупалец были огромными, а брюшные пластинки очень маленькими. Радиальные пластины образовывали непрерывное кольцо по краю диска. *Геокома* юрского периода - еще более типичный офиуроид; у него длинные хлыстообразные руки, а дорсальный скелет диска состоит из пятнадцати пластинок, десяти радиальных и пяти межлучевых. В юрском периоде появляется живой род *Ophioglypha*.

Кладофиуры представлены уже в Верхнем силуре *эвкладиями*, у которых, однако, ветви разветвляются не дихотомически, как у современных форм, а моноподиально. Имеется крупный одиночный мадрепорит.

Onychaster, с неразветвленными плечами, встречается в каменноугольном периоде и является представителем *Streptophiurae*.

Таким образом, будет видно, что эволюция *Ophiuroidea*, должно быть, началась в нижнесилурийскую эпоху. *Streptophiurae* - это несколько слегка измененных выживших первых офиуроидов. К тому времени, когда начался девонский период, разделение группы на *Zygophiurae* и *Cladophiurae* было завершено.

ГЛАВА XVIII

ИГЛОКОЖИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): ECHINOIDEA = МОРСКИЕ ЕЖИ

КЛАСС III. ЭХИНОИДЕИ

Морские ежи, или Echinoidea (греч. ἑχῖνος, Еж или Морской еж), которые составляют третий класс элеутерозоидов, получили свои популярные и научные названия из-за покрывающих их длинных шипов, которыми они снабжены. На первый взгляд, между ними и Морскими звездами и Хрупкими Звездочками можно заметить лишь небольшое сходство. Они лишены каких-либо выростов, которые можно было бы назвать руками; их очертания обычно либо круглые, либо в виде равностороннего пятиугольника, но поскольку их высота почти всегда меньше диаметра, они никогда не бывают полностью сферическими; иногда они настолько малы, что животные имеют форму сплюснутых дисков.

Все сомнения относительно родства Echinoidea с морскими звездами сразу же рассеиваются в сознании любого, кто видит один из обычных видов живым. Поверхность усеяна тонкими полупрозрачными трубчатыми ножками, заканчивающимися присосками, напоминающими присоски морских звезд, хотя способными к гораздо большему удлинению. Животное выбрасывает эти органы, которые прикрепляются своими присосками к субстрату и таким образом тянут тело вперед, в то время как шипы используются для его стабилизации и предотвращения опрокидывания при несбалансированном натяжении трубчатых лап. При быстром перемещении животное передвигается на своих шипах, при этом трубчатые лапы используются мало. Трубчатые лапы распределены по пяти полосам, которые проходят подобно меридианам от одного полюса животного к другому. Эти полосы называются "радиусами", и они простираются от рта, который расположен в центре нижней поверхности, до окрестности аборального полюса. Радиусы должны быть сопоставлены с амбулакральными бороздками на оральной поверхности рук морских звезд, и, следовательно, у морских ежей аборальные поверхности рук, так сказать, были поглощены диском, так что оральные поверхности стали изогнутыми в форме полукруга. Радиусы отделены друг от друга меридиональными полосами, называемыми "интеррадиальными", которые соответствуют межрадиальным углам диска Морской звезды и сторонам ее плеч. Небольшая область, заключенная между верхними концами радиусов, называется "перифрактом", и это соответствует всей спинной поверхности морской звезды, включая поверхность рук.

Одним из самых распространенных видов британских морских ежей является *Echinus esculentus*. В защищенных заливах, таких как Клайд, он часто остается незащищенным из-за отлива, в то время как повсюду на побережье в подходящих местах его можно добыть путем выемки грунта на умеренных глубинах на подходящем грунте. В Клайде легко наблюдать за повадками животного через прозрачную стоячую воду. Тогда видно, что оно часто бывает на каменистом грунте и проявляет склонность прятаться в расщелинах. Часто можно увидеть особей, цепляющихся за скалу одними своими трубчатыми лапками и как бы шарящих по нижней поверхности воды другими. В Клайде он питается главным образом бурыми листьями *ламинарии*, которыми покрыты скалы. В более открытых местах, таких как Плимутский пролив, это происходит не на глубине более 18-20 морских саженей. На такой глубине он встречается на скалистом гребне; но в 1899 году, после юго-западного шторма,

все экземпляры исчезли с этого гребня, что показывает, на какой глубине ощущается волновое возмущение.

Взрослый экземпляр размером с очень крупный апельсин; его нижняя поверхность уплощена и несколько сужается к аборальному полюсу. Очертания представляют собой пятиугольник со скругленными углами. Колючки у *Echinus esculentus* короткие по сравнению с диаметром тела, и это одна из характеристик вида.

Животное снабжено хорошо развитым скелетом, состоящим из кольчуги из пластин, плотно прилегающих край к краю и несущих шипы. Эта кираса носит название "корона" (рис. 227). В ней есть два отверстия, верхнее и нижнее, которые оба покрыты гибкой кожей. Верхняя область известна как "перипрокт" (рис. 227, 2); в ней есть маленькие изолированные пластинки, а задний проход, расположенный на конце маленького сосочка, выступает из него с одной стороны от центра. Нижняя область гибкой кожи окружает рот и называется "перистомом" (рис. 229), хотя она соответствует значительно большему размеру, чем перистом *Astroidea*. Во рту видны кончики пяти белых зубов, похожих на долото.

Пластинки, образующие корону, являются, как и все элементы скелета иглокожих, продуктами соединительной ткани, лежащей в основе эктодермы, которая у *Echinoidea* остается в полностью развитом состоянии, покрывая пластинки, и не высыхает, как у *Ophiuroidea*, образуя простую кутикулу. Эктодерма состоит из тех же элементов, что и у *Astroidea*, а именно. тонкие сужающиеся чувствительные клетки с короткими чувствительными волосками, несколько более толстые опорные клетки и железистые клетки. Под ним повсюду расположено сплетение нервных волокон, которые частично следует рассматривать как базальные выросты клеток органов чувств, а частично как выросты ряда мелких биполярных ганглиозных клеток, обнаруживаемых вперемешку с волокнами.

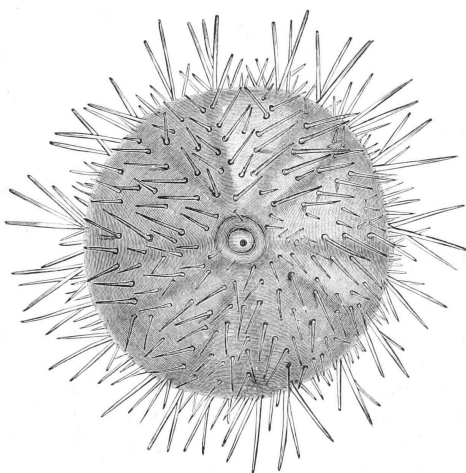


Рис. 223.— Вид *Echinus esculentus* внешней стороны. $\times \frac{1}{2}$. (После Мортенсена.)

Точно так же, как **мускулистая рука** была определяющим фактором в строении *Ophiuroidea*, **подвижный позвоночник** был ведущим фактором в эволюции *Echinoidea*. **Шипы** имеют чашевидные базальные концы, которые вставляются в специальные выступы пластинок скелета, называемые бугорками. Бугорок намного больше чашечки, и, следовательно, позвоночник имеет большой диапазон возможных движений. Шипы отличаются от шипов морских звезд тем, что соединены со своими бугорками посредством цилиндрических

оболочек мышечных волокон, за счет сокращения которых они могут перемещаться в любом направлении. Мышцы, составляющие оболочку, состоят из внешнего полупрозрачного и внутреннего белого слоев. Первые легко стимулируются и вскоре расслабляются; они вызывают движения позвоночника. Последние требуют более сильной стимуляции, но при возбуждении реагируют длительным сокращением, подобным столбняку, которое заставляет позвоночник жестко стоять в одном положении; эти мышцы могут быть разорваны раньше, чем их заставят расслабиться. Уэкслюлл^[471] правильно назвал их "блочной мускулатурой". Эти оболочки, как и все остальное, покрыты эктодермой, которая, однако, обладает особой нервной структурой, так что мы можем сказать, что мышечное кольцо покрыто нервным кольцом, от которого к мышцам передаются раздражители.

Шипы, вообще говоря, бывают двух размеров, больший из которых известен как "первичные шипы", а меньший - как "вторичный". У многих Echinoidea эти две разновидности очень резко контрастируют, но у *Echinus esculentus* разница в длине не такая большая, и встречаются промежуточные виды. В лесу шиповников есть подлесок из **педицеллярий**. Все эхиноидеи обладают педицелляриями, которые гораздо более развиты, чем у любого Астероида. За редким исключением, все педицеллярии Echinoidea обладают тремя челюстями и прикорневой частью. Этот последний, однако, вытягивается так, чтобы образовать тонкий стержень, который соединяется с мелким выступом на пластине скелета.

Этих педицеллярий у *E. esculentus* четыре разновидности, а именно. (1) "тридактиль" (рис. 225, С; рис. 226, Б): крупные заметные педицеллярии с тремя заостренными челюстями, каждая из которых вооружена двумя рядами зубов по краям. У животного гибкий стебелек, прикорневой стержень поднимается только наполовину. Они разбросаны по всей поверхности тела.

(2) "Форма драгоценного камня" (рис. 225, А, Б; рис. 226, А), названный так из-за полупрозрачной, почти шаровидной головки. Появление головы связано с тем, что на внешней поверхности каждой челюсти имеется мешковидная железа, развитая как мешочек эктодермы. От нее отходят два протока, которые пересекаются с внутренней стороной лезвий и, соединяясь в один, проходят по канавке около кончика. Железа выделяет ядовитую жидкость. Прикорневой стержень доходит до челюстей, так что эта форма педицеллярии имеет жесткую ножку. На внутренней стороне каждой лопасти, у основания, имеется небольшое возвышение (рис. 225, В, s), состоящее из клеток, несущих длинные реснички; это орган чувств для восприятия механических раздражителей. Геммиформные педицеллярии особенно многочисленны на верхней поверхности животного.

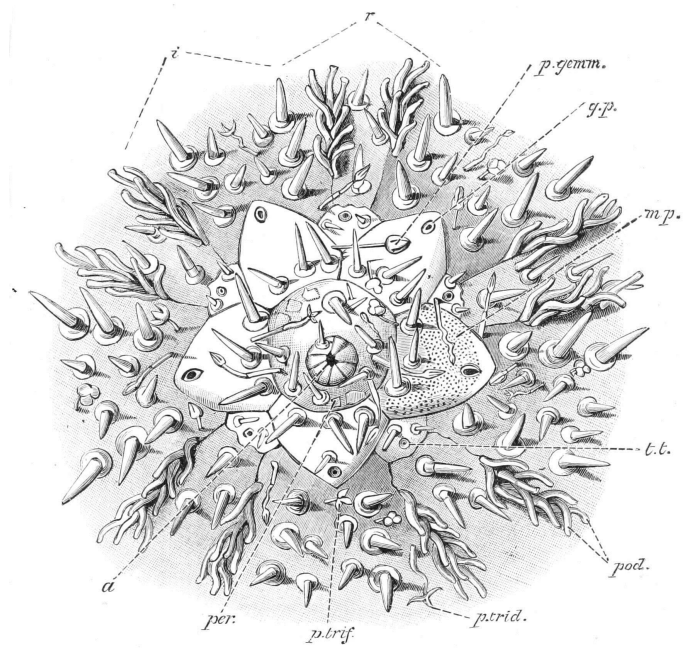


Рис. 224.—Вид апикальной области *Echinus esculentus*, показаны шипики и педицеллярии; взяты из живого образца, $\times 3$. *a*, задний проход; *g.p.*, генитальная пора; *i*, интеррадиус; *m.p.*, madreporит; *per.*, перипрокт; *per.gemm.*, геммиформная педицеллярия; *стручок*, *rodia*; *p.trid.*, тридактильная педицеллярия; *p.trif.*, тройчатая педицеллярия; *r.*, радиус; *t.t.*, пора для терминального шупальца радиального водно-сосудистого канала.

(3) "Тройчатые" (рис. 225, E; рис. 226, D): это очень маленькие педицеллярии, у которых челюсти имеют форму листьев с широким концом, выступающим наружу. Они разбросаны по всей поверхности тела.

(4) "Офиц-головоногие" (рис. 225, D; рис. 226, C): педицеллярии, у которых челюсти имеют широкие закругленные дистальные концы, окаймленные зубами; эти концы имеют сходство со змеиной головой, отсюда и название. Основания также широкие и тонкие, с сильным срединным ребром и своеобразным полукруглым обручем под тем местом, где они соединяются друг с другом. Три кольца трех челюстей работают внутри друг друга таким образом, чтобы челюсти имели сильный захват и их было очень трудно вывести из взаимного сочленения.

Офиц-головные педицеллярии у *Echinus* самые многочисленные из всех; и только они распространяются на перистому, где встречается их особая небольшая разновидность.

Совсем недавно фон Экскюлл провел тщательное исследование функций и реакций педицеллярий.^[472] Он показал, прежде всего, что в стебле каждой педицеллярии имеется нервный центр (см. Ниже), который заставляет орган наклоняться в сторону слабого раздражителя, но отклоняться от более сильного. В голове есть независимый нервный центр, который регулирует открытие и закрытие клапанов и заставляет их открываться при слабом раздражении и закрываться при более сильном. Количество стимула, необходимого для того, чтобы заставить педицеллярии отступить, зависит от вида педицеллярий, в наименьшей степени от тридактиля и в наибольшей от геммиформы, так что при нанесении химического стимула, такого как капля разбавленного аммиака, на кожу

можно увидеть, как педицеллярии тридактиля убегают, а геммиформа приближается к точке раздражения. У живого морского ежа, если попытаться схватить трехпалые педицеллярии, они ускользнут от щипцов, но офиоцефалов легко поймать.

Педицеллярии тридактиля открываются при малейшем механическом раздражении и закрываются при гораздо более сильных механических раздражителях или при чрезвычайно слабых химических. Экслюлл называет их "Щелкающими педицелляриями", и их функция заключается в захвате и уничтожении мельчайших плавающих личинок различных сидячих паразитических животных, которые в противном случае поселились бы на нежной открытой эктодерме морского ежа.

Геммиформные педицеллярии вступают в действие, когда морскому ежу угрожает более серьезная опасность, например, нападение Морской звезды. Агрессивное химическое воздействие, которое, как можно доказать, исходит не только из желудка, но даже из трубчатых ножек морских звезд, заставляет геммиформные педицеллярии приближаться и широко раскрываться. Когда враг приближается настолько близко, что касается органов чувств (рис. 225, В, s), расположенных на внутренней стороне створок этих педицеллярий, лопасти сильно смыкаются, раня агрессора и вызывая выделение его сока, что вызывает возобновление сильной химической стимуляции, которая раздражает ядовитые железы и вызывает выделение яда. О вирулентности яда можно судить по тому факту, что укус одной геммиформной педицеллярии вызвал остановку сердца лягушки.

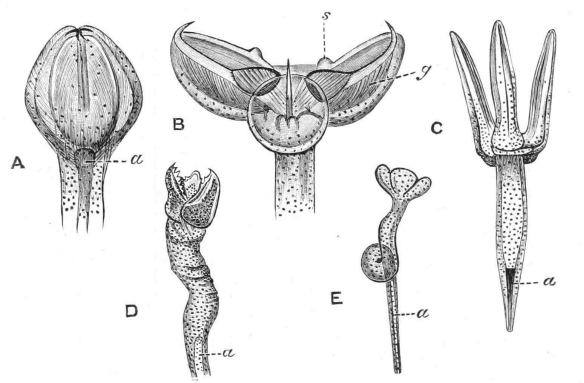


Рис. 225.— Педицеллярии *Echinus acutus*, взятые из живого образца. А, геммиовидная ножка, закрытая. В, геммиовидные ножки, открытые; g, ядовитая железа; s, орган чувств, × 3. С, трехпалые ножки, × 6. D, офиц-головные ножки, × 9. Е, тройчатые ножки, × 12; a (на всех рисунках), осевой стержень стебля. (После Уэкслюя.)

Прухо^[473] описал схватку между Морским ежом и Морской звездой. Когда последний приблизился, шипы морского ежа широко разошлись (сильная форма реакции на химический стимул), обнажив геммиформные педицеллярии. Они сразу же схватили трубчатые ножки врага, и Морская звезда отступила, отрывая головки этих педицеллярий; затем Морская звезда вернулась к атаке, и последовал тот же результат, и это повторялось до тех пор, пока все педицеллярии не были вырваны, после чего Морская звезда обвила свою беспомощную жертву животом.

Мельчайшие тройчатые педицеллярии появляются при любом длительном общем раздражении кожи, таком как яркий свет или дождь из частиц песка или грязи. У них есть особенность в том, что не все лезвия закрываются сразу, так что предмет может удерживаться двумя лезвиями и разбиваться третьим. Их можно увидеть в действии, если вылить на животное душ из толченого мела, когда они захватывают частицы и, разбивая

любые зарождающиеся комочки, превращают все в неосязаемый порошок, который быстро удаляют реснички, покрывающие кожу. Помогая таким образом удалять механическую "грязь", они заслужили название, которым их наградила компания Uexküll, - "очищающие педицеллярии".

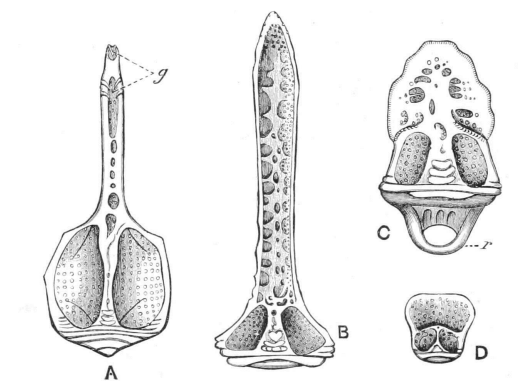


Рис. 226.- Виды одной лопасти каждого вида pedicellaria. **A**, пластинка геммиформной педицеллярии *Echinus elegans*; *g*, желобок для протока ядовитой железы; **B**, пластинка трехпалой педицеллярии того же вида; **C**, пластинка офицефальной педицеллярии того же вида; *r*, кольцо для крепления этой пластинки к другим пластинкам; **D**, пластинка тройчатой педицеллярии *E. alexandri*. (В честь Мортенсена.)

Офиц-головные педицеллярии с их мощной хваткой бульдога помогают удерживать мелких животных, таких как ракообразные, до тех пор, пока трубчатые ножки не смогут дотянуться до них и доставить в рот.

Таким образом, количество и разнообразие педицеллярий является красноречивым свидетельством опасностей, которым подвергается мягкая чувствительная кожа морского ежа и других иглокожих, и служит подтверждением высказанной выше точки зрения о том, что метод, принятый для защиты кожи, был одной из важнейших определяющих особенностей, приведших к разделению Asteroidea на разные расы.

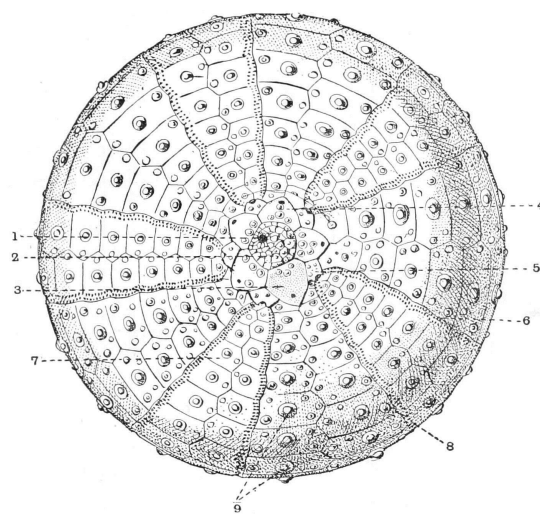


Рис. 227.— Всушенная раковина *Echinus esculentus*, показывающая расположение пластинок короны. × 1. 1, задний проход; 2, перипротез с неправильной формы пластинками; 3, мадрепорит; 4, одна из других половых пластинок; 5, глазная

пластинка; 6, интерамбулакральная пластинка; 7, амбулакральная пластинка; 8, поры для выпячивания трубчатых ножек; 9, бугорки первичных шипиков, т.е. первичные бугорки.

The **Корона** состоит из пяти радиальных или "амбулакральных" полос пластинок и пяти междиаметриальных, или, как их обычно называют, "межамбулакральных" полос пластинок — всего десяти. Каждый из десяти состоит из двух вертикальных рядов пластинок на большей части своей протяженности, и каждая пластинка усеяна крупными выступами, или "первичными бугорками" для первичных шипиков, более мелкими выступами, называемыми "вторичными бугорками" для вторичных шипиков, и, наконец, мельчайшими возвышенностями, называемыми "милиарными бугорками" для педицеллярий.

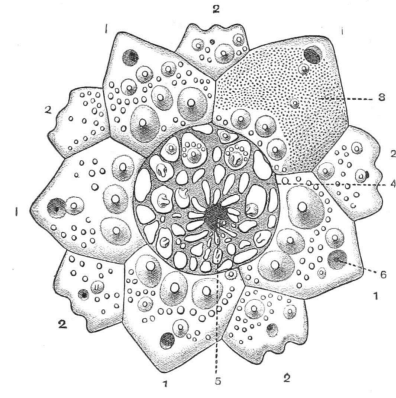


Рис. 228.— так называемые чашечка и периферия *Echinus esculentus*. × 4. 1, генитальные пластинки с порами в гениталиях; 2, глазные пластинки с порами для концевых щупалец радиальных водно-сосудистых каналов; 3, madreporит; 4, перипрот с неправильной формы пластинками; 5, задний проход. (Вслед за Чедвиком.)

Однако даже в высушенном скелете амбулакральные пластинки можно отличить от межамбулакральных по наличию пор, позволяющих проходить ножкам трубочек. Эти поры расположены парами, и каждая пара соответствует одной трубчатой ножке, поскольку канал, соединяющий ампулу с внешней частью трубчатой ножки, у Echinoidea двойной. У *Echinus esculentus* в каждой пластинке по три пары таких пор, у *Strongylocentrotus droëbachensis* четыре пары. Амбулакральная пластинка на самом деле состоит из серии "поровых пластинок", каждая из которых содержит по одной паре пор, и они объединяются в тройки у *Echinus* и четверки у *Strongylocentrotus*, в то время как у примитивных форм, таких как Cidaridae, они остаются отдельными. Каждая амбулакральная и межамбулакральная области заканчивается у края перипротеза одной пластинкой. Пластинка, заканчивающая амбулакральную полосу, пронизана единственной порой для выхода срединного щупальца, которое, как и у Астероидов, завершает радиальный водно-сосудистый канал. Таким образом, аборальный конец лучевой кости у Эхиноида соответствует кончику руки у Астероида. Пластинка называется "глазчатой", потому что у основания концевой щупальца имеется масса пигментированных клеток; но глазных чашечек не видно, и нет никаких свидетельств того, что это пятно особенно чувствительно к свету. Виды, проявляющие особую чувствительность к свету, часто имеют большое количество того, что мы, возможно, могли бы назвать вторичными глазами. Пластинка, заканчивающая межполушарный ряд, называется "генитальной пластинкой", потому что ее пронизывает проток одного из пяти половых органов. Одна из половых пластинок также пронизана madreporическими порами. Некоторые зоологи отделили глазную и половую пластинки под названием "чашечка" от остальной части венчика, ошибочно полагая, что они гомологичны пластинкам тела или чашечки криноида.

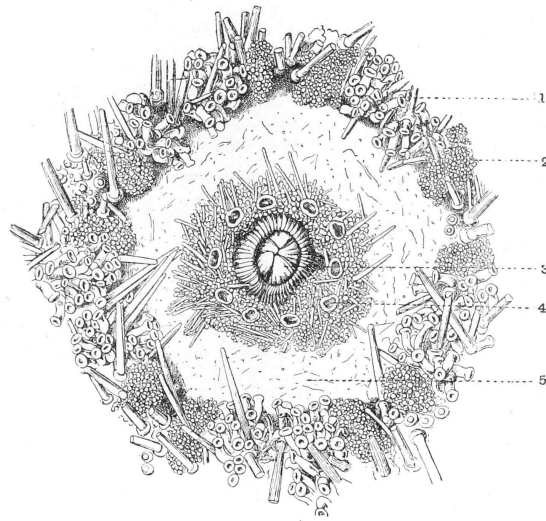


Рис. 229.— Перистома *Echinus esculentus*. × 2. 1, Трубчатые ножки нижних концов радиусов; 2, жабры; 3, зубы; 4, щечная трубчатая ножка; 5, гладкая перистомальная мембрана. (В честь Кюкенталя.)

The **Перипротез** (рис. 228, 4) покрыт маленькими пластинками и несет несколько педицеллярий. **Перистома** (рис. 229) покрыта гибкой кожей с многочисленными педицелляриями; она заканчивается толстой губой, окружающей рот, из которой едва видны выступающие кончики пяти белых зубов. Из перистома выступают десять коротких трубчатых ножек - по паре в каждом радиусе, — и каждая трубчатая ножка заканчивается овальным диском и способна к небольшому удлинению, и каждая имеет у основания небольшую пластинку. Наличие этих трубчатых ножек показывает, что у *Echinus* перистома простирается за пределы водно-сосудистого кольца, тогда как у *Asteroidea* она полностью находится внутри кольца. У примитивных *Cidaridae* (рис. 235) весь перистом вплоть до губы, окружающей рот, покрыт рядом амбулакральных и межамбулакральных пластинок, похожих на те, что образуют корону, хотя меньших размеров и не соединенных неподвижно, и ряд трубчатых ножек продолжается на нем. Таким образом, очевидно, что перистома - это всего лишь часть коронки, которая стала подвижной, позволяя выдвигать зубы. У *Echinus* перистома продолжается в каждом междолевом промежутке в два разветвленных отростка, называемых жабрами, связь которых с дыхательной функцией будет описана позже. Эти жабры (рис. 229, 2) расположены в углублениях на краю короны, называемых "жаберными щелями" (рис. 230, g).

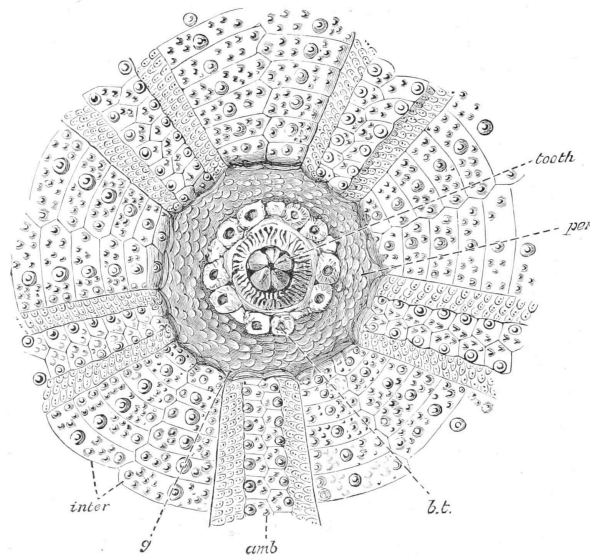


Рис. 230.— Высушенная перистома *Echinus esculentus* и окружающие участки короны. $\times 1$. *amb*, амбулакральная пластинка; *b.t.*, ножка щечной трубки; *g*, жаберная щель; *inter*, межполушарное пространство; *per*, перистома.

Наиболее заметными пластинками в перистом теле являются те, которые окружают ножки щечных трубочек; однако, помимо них, у *Echinus esculentus*, вероятно, у большинства видов имеется большое количество более тонких неравномерно разбросанных пластинок (рис. 230).

Термин "амбулакральная пластина", применяемый к пластине, пронизанной порами для трубчатых ножек, вводит в заблуждение сравнением с амбулакальной пластиной астероида. У иглокожих амбулакальный желоб превратился в канал, называемый "эпиневральный каналом", и амбулакральные пластинки образуют дно, а не крышу этого канала; возможно, они соответствуют адамбулакральным пластинкам морских звезд, которые, как можно предположить, постоянно сближались по мере сужения желобка, пока они не встретились.

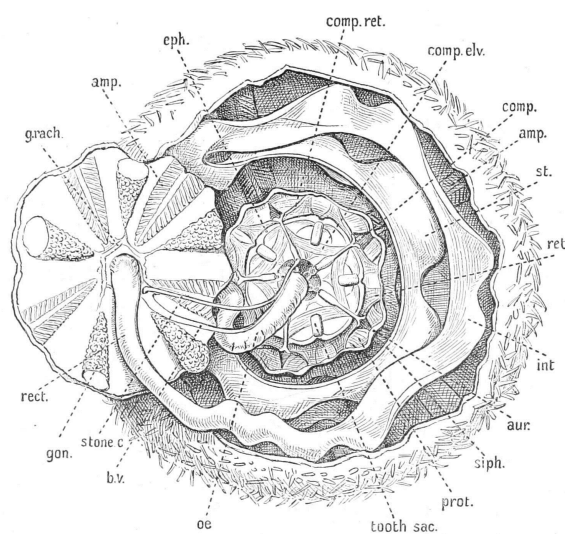


Рис. 231.— Вскрытие *Echinus esculentus*. $\times 1$. Животное было вскрыто с помощью кругового разреза, отделяющего небольшой кусочек скелета на аборальном конце, который выворачивают наружу, обнажая внутренние органы на его внутренней поверхности. Через сделанное таким образом отверстие видны другие внутренние органы. *amp*, ампулы

трубчатых ножек; *aur*, ушная раковина; *b.v*, так называемый "спинной кровеносный сосуд"; *comp*, "циркули" фонаря Аристотеля, которые английские авторы часто называют "радиусами"; *comp.elv*, подъемные мышцы циркуля; *comp.ret*, втягивающие мышцы циркуля; *eph*, эпифизы челюстей у Аристотеля фонарь Аристотеля; *gon*, гонада; *g.rach*, рахит половых органов; *int*, кишечник; *oe*, пищевод; *prot*, транспортир фонаря Аристотеля; *rect*, прямая кишка; *ret*, ретрактор фонаря Аристотеля; *siph*, сифон; *st*, желудок; *stone.c*, каменный канал.

Внутренние органы ежа лучше всего исследовать, сделав горизонтальный разрез примерно на расстоянии одной трети расстояния от рта и осторожно разделив две части. Большое количество жидкости вытекает из чрезвычайно просторной целомической полости, при этом пищеварительный канал сравнительно узкий.

The **Пищеварительный канал** начинается с короткой вертикальной трубки, которая, как было показано, является стомодеем; она окружена верхними концами зубов и поддерживающими их косточками, которые в совокупности называются "фонарем Аристотеля". Пищевод переходит в мешковидную, сплюснутую трубку, желудок, который проходит горизонтально вокруг животного, поддерживаемый нитями ткани из целомической стенки, так что она свисает серией гирлянд. Опуская животное, она загибается прямо на себя и сразу же открывается в кишечник, который также представляет собой сплюснутую трубку, идущую по окружности животного, но в противоположном направлении, при этом фестоны второго круга чередуются с фестонами первого. Кишечник переходит в короткую прямую кишку, которая поднимается вертикально и открывается задним проходом. Желудок сопровождается небольшой цилиндрической трубкой, называемой "сифоном" (рис. 231, *сифон*), которая открывается в него с обоих концов; это представляет собой просто желоб, полностью отделенный от основного кишечника; он выстлан ресничками, и считается, что его функция заключается в поддержании потока свежей воды, текущей по кишечнику, чтобы сохранить дыхание.

Echinus esculentus, по-видимому, питается в основном коричневыми листьями *ламинарии* и обитающими на них мелкими животными, которых он пережевывает зубами, но может питаться той же пищей, что и Бриттл Стар, как показал Аллен^[474] в Плимутском проливе. Дорн^[475] описал неаполитанского *Sphaerechinus granularis*, атакующего и захватывающего ракообразных, таких как *Squilla*.

The **Водно-сосудистая система** представляет несколько особенностей, представляющих большой интерес. Кольцевой канал расположен на значительном расстоянии над нервным кольцом и отделен от него всей челюстью и зубами. На нем есть пять небольших межрадиальных мешочков, которые, по-видимому, соответствуют телам Тидеманна в Астероиде. Канал камня (рис. 231), как обычно, открывается в кольцевой канал и сопровождается осевой пазухой и генитальным столонем. Название "каменный канал" очень не подходит в таком порядке, поскольку в его стенках нет кальцинатов; это простая перепончатая трубка круглого сечения. Достигнув верхней стенки пробы, она расширяется в ампулу, в которую открываются многочисленные реснитчатые поровые каналы, пересекающие мадрепорит. Радиальные каналы, начинающиеся от кольцевого канала, идут вниз, пока не соприкоснутся с лучевыми нервными тяжами, а затем они изгибаются вверх и проходят по центру амбулакральной области, окончательно оканчиваясь маленькими концевыми щупальцами. У только что метаморфизованного эхиноида это хорошо развитые трубчатые ножки, каждая с хорошо развитой присоской, в центре которой находится конический сенсорный выступ, но по мере развития они заключаются в круглый вырост теста, так что у взрослой особи выступает только кончик.

Длинные выдвижные трубки-ножки соединены поперечными каналами с радиальным каналом. Вместо пары клапанов, которые у астероидов предотвращают обратный поток жидкости в канал, имеется перфорированная диафрагма^[476] с круговыми мышцами, которые при сокращении закрывают отверстие в диафрагме, в то время как при их расслаблении жидкость может возвращаться из ножки трубки. Амбула уплощена и сокращена мышечными волокнами, называемыми "трабекулами", протянувшимися через ее полость. Эти мышечные волокна вырабатываются клетками, выстилающими амбулу. Внешняя часть трубчатой ножки, как и у астероидов, снабжена мощными продольными мышцами, и происходит такое же попеременное наполнение и опорожнение амбулы, как при сжатии и расширении трубчатой ножки. Трубка-ножка соединена двойным каналом с амбулой, назначение которой - способствовать дыханию. Клетки, выстилающие его, реснитчатые и производят ток вверх по одной стороне ножки трубки и вниз по другой, а двойной канал, ведущий к амбуле, разделяет эти два тока и предотвращает их взаимовлияние. Таким образом, вода непрерывно транспортируется из амбулы к ножке трубки, через тонкие стенки которой она поглощает кислород, а затем возвращается обратно в амбулу и переносит содержащийся в ней кислород в жидкость общей полости тела через стенки амбулы. Диск трубчатой ножки поддерживается известковой пластинкой (рис. 232, oss), что позволило Йоханнесу Мюллеру распознать личинку эхиноида, когда форма взрослой особи была еще неузнаваема. Под краем диска находится хорошо выраженное нервное кольцо, от которого два пучка нервных волокон идут к самому диску, по краю которого расположено множество клеток органов чувств.

Ножки щечных трубочек (рис. 229, 4) намного короче остальных и снабжены овальными дисками, обладающими высокой чувствительностью. Эти ноги используются не для хватания, а для дегустации пищи; когда к ним прикладывают кусочек пищи, они приходят в самое сильное возбуждение.

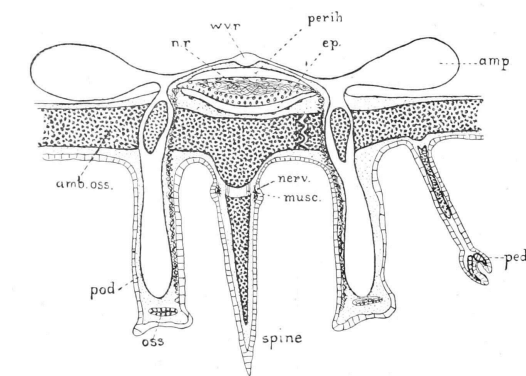


Рис. 232.—Схематический поперечный разрез лучевой кости эхиноида. *amb.oss.*, Амбулакральная косточка; *amp.*, ампула ножки трубки; *ep.*, эпинеуральный канал; *musc.*, мышцы, прикрепляющие позвончик к его выступу; *nerv.*, нервное кольцо в основании позвончика; *nerv.*, лучевой нерв-канатик; *oss.*, косточка в присоске ножки трубки; *ped.*, педицеллярия тридактиля; *perih.*, радиальный перигемальный канал; *капсула*, трубка-ножка; *w.v.r.*, радиальный водно-сосудистый канал.

The **Нервная система** имеет ту же форму, что и у Астероида, а именно. кольцо, окружающее рот и отходящее от лучевых нервных тяжей (рис. 232, *н.р.*), одна из которых сопровождает каждый водно-сосудистый канал до конечного щупальца, где образует нервную подушку, в которую встроены пигментированные клетки.

Большой лентообразный нерв отходит от лучевого нервного канатика к каждой трубчатой ножке. Этот педальный нерв, как его называют, содержит биполярные нейроны и на самом деле является продолжением самого нервного канатика. Под присоской он разветвляется, образуя сенсорное кольцо. От основания педального нерва отходят ветви, которые идут к эктодерме и соединяются там со сплетением. Романес^[471] соскреб радиальные связки и обнаружил, что шипы все еще сходятся, когда стимулируется точка на эктодерме, но, с другой стороны, если необходимо выполнять определенные локомоторные движения, наличие этих связок является необходимостью; следовательно, он пришел к выводу, что поверхностного сплетения достаточно для обычных рефлексов, но для целенаправленных движений необходима центральная нервная система.

Фон Экскюль^[478] провел исчерпывающее исследование физиологии нервной системы у Echinoidea. Он указывает, что все органы, контролируемые нервной системой, шипиками, педицелляриями, трубчатыми ножками и (см. Ниже) Фонарь Аристотеля дает две противоположные реакции в ответ на один и тот же стимул в зависимости от того, сильный он или слабый, отклоняясь от точки раздражения, когда она сильная, и к ней, когда она слабая. Такое изменение реакции может быть вызвано только действием нейрона по изменению воздействия стимула на мышцы, и это Уэкскулл рассматривает как его фундаментальное свойство. Так, в [экспериментах Прейера](#) [479] с морскими звездами, в которых сильная форма стимуляции достигается путем непосредственного приложения стимула к лучевому канатику или к трубчатым ножкам, слабая форма достигается путем стимуляции спины, когда, конечно, стимул должен пройти более длинный путь, прежде чем воздействовать на трубчатые ножки, и, следовательно, ослабляется. Фон Экскюль также вводит понятие "тонус" применительно к нервной системе. Этот термин использовался для обозначения степени хронического сокращения мышцы, и его следует отличать от мимолетных сокращений, которые вызывают движение. Чем больше тонус в мышце, тем менее чувствительна она к стимулам, вызывающим движение. Применительно к нервной системе "тонус" обозначает состояние, когда она не восприимчива к незначительным

раздражителям, но когда она поддерживает состояние тонуса в мышце, по которому, конечно, измеряется ее собственный тонус. Таким образом, тонус нейрона можно измерить по вырабатываемому тону в мышце, и отличить одно от другого можно только с помощью стимуляторов, таких как кофеин, которые не оказывают прямого действия на мышцы. Тонус также можно измерить по количеству стимула, необходимого для раздражения нейрона. Когда мышцы растягиваются, тонус снижается, и эта потеря тонуса распространяется на нейрон, управляющий мышцей, и *наоборот*. Когда колючки при мягкой стимуляции изгибаются в направлении точки стимуляции, это происходит из-за сокращения мышц сбоку от точки раздражения, поскольку, если поверхностное сплетение нервных волокон перерезать так, что раздражителю придется двигаться по кругу, позвоночник изогнется в направлении, откуда исходит раздражитель. Изгиб шипов в сторону от более сильного стимула также происходит за счет мышц на стороне, обращенной к стимулу. Это вызвано внезапным падением тонуса в этих мышцах, что заставляет их уступать тону мышц противоположной стороны, и это падение тонуса происходит из-за падения тонуса нейронов, поскольку оно может быть вызвано химическими веществами, а прямое действие всех химических веществ, воздействующих на мышцы, заключается в повышении тонуса.

У *Arbacia* эта форма реакции невозможна; шипы реагируют на стимулы всех степеней интенсивности конвергенцией к точке раздражения.

Когда на кожу морского ежа наносится средство, вызывающее общее раздражение кожи, такое как разбавленная уксусная кислота, или даже сильный свет, шипы попеременно изгибаются во все стороны света, или, одним словом, вращаются. Это происходит из-за того, что вес наклоненного позвоночника растягивает мышцы одной стороны и, таким образом, делает их более открытыми для общего раздражителя; в результате эти мышцы сокращаются и, таким образом, перемещают позвоночник в новое положение, в котором растягиваются другие мышцы, и следует аналогичный результат. Продолжение этого процесса приводит к ротации.

Когда кусок стеклянной палочки или другой легкий предмет кладут на шипы морского ежа, он естественным образом своим весом раздавливает шипы и растягивает их мышцы с одной стороны, тем самым снижая тонус. Если теперь стимулировать кожу в любой точке, то кусок стержня будет перекашиваться шипами к точке стимуляции. Это вызвано тем фактом, что мышцы шипов, удерживающие стержень, становятся более восприимчивыми при растяжении, и поэтому они сокращаются сильнее, чем другие, в ответ на стимуляцию, и поэтому стержень перекашивается дальше к следующим шипам, которые затем действуют таким же образом. Этот проход стимула полностью независим от прямой нервной связи между основаниями колючек, поскольку он будет проходить под прямым углом через трещину, проходящую прямо через раковину; это просто результат механического веса объекта и соприкосновения колючек.

Если стимуляция слишком сильная, первые пораженные колючки дико расходятся и яростно ударяют по своим соседям, вызывая таким образом активность блокирующей мускулатуры этих колючек. Это заставляет их стоять неподвижно, и таким образом путь раздражителя преграждается.

Теперь спасательные движения животного при сильном раздражении, на которые ссылается Романес^[480], являются лишь примером передачи раздражения от позвоночника к позвоночнику не посредством нервной связи, а только механическим прикосновением;

объектом в данном случае является субстрат, на котором лежит животное, который, так сказать, перекачивается к точке раздражения, или, иными словами, животное откатывается от нее. Выпрямление при опрокидывании - еще один пример того же явления; аборальные шипы растягиваются под действием веса животного, и животное действует так, как если бы его стимулировали в области перипротеза. Когда морской еж находится в своем нормальном положении и его стимулируют по периферии (например, сильным светом), он, согласно этому правилу, будет стремиться двигаться вниз, что, конечно, невозможно; но поскольку раздражитель никогда не воздействует на все стороны совершенно одинаково, результатом является то, что Еж вращается, постоянно отклоняясь от точки самого сильного раздражения. В случае *Strongylocentrotus lividus*, когда животное живет на известняке, как на западном побережье Ирландии, это приводит к тому, что животное выкапывает для себя отверстия в скале, где оно в безопасности от действия бурунов.^[481]

Но могут возразить, что в приведенном выше описании не учитывается действие "центральной нервной системы", т.е. кольца и лучевых тяжей, и все же Романес обнаружил, что при их удалении движения побега невозможны. Ответ заключается в том, что центральная нервная система является хранилищем *тонуса*, а не, как у высших животных, управляющим центром для координации движений позвоночника. Когда его снимают, сначала можно выполнять спасательные движения, но через день или два весь тонус мышц позвоночника теряется, а затем, поскольку тонус у всех одинаково низкий, у растянутых нет тенденции быть более отзывчивыми, чем у других, и, следовательно, спасательные движения не могут быть выполнены. Морские ежи, содержащиеся в резервуарах аквариума, склонны терять тонус своих колючек из-за отравления нервной системы.

Однако центральная нервная система - это система, которая управляет движениями трубчатых стоп. Как мы видели, ответвления лучевых нервов идут к кончику каждой подставки. Трубчатые лапы используются в основном при обычном развитии; когда это происходит быстрее, в игру вступают исключительно шипы. Степень использования этих двух органов передвижения варьируется от рода к роду. Так, *Centrostephanus* широко использует свои колючки, *Echinus* и *Strongylocentrotus* очень мало. Представители последнего названного рода иногда передвигаются на своих трубчатых ножках, полностью не касаясь земли своими шипами.

Способность зрения в ее простейшей форме может быть определена как чувствительность к свету и тени. Теперь сильный свет действует на всех морских ежей как общий раздражитель кожи. Они отлетают от него в самый темный угол, и затем, если это продолжается, шипы вращаются. Ряд маленьких фиолетовых шипиков на аборальном полюсе *Centrostephanus longispinosus* особенно чувствительны к свету и, следовательно, почти постоянно находятся во вращении. Согласно Уэкслю, это происходит из-за^[482] пигмента фиолетового цвета, который может быть извлечен с помощью спирта и который разлагается под действием света, причем предполагается, что продукты разложения раздражают нервы. *Центростепенный череп* при воздействии света становится более темного цвета. Это происходит из-за миграции наружу амебоцитов, которые несут пигмент, который действует как экран, предотвращающий слишком быстрое разложение ценного визуального фиолетового цвета. Не все морские ежи, на самом деле очень немногие из тех, что обитают в северных водах, реагируют на тень. *C. longispinosus* - один из немногих; он реагирует на тень, приближая к ней свои колючки. Эта реакция наблюдается у гораздо большего числа видов, обитающих в тропических водах. Она полностью прекращается, если удалить лучевые нервные волокна, в то время как реакция на сильный свет продолжается. Реакция на

оттенок наиболее сильна после длительного предыдущего воздействия света, поэтому Уэкслюлл дал ей следующее объяснение. Продолжающееся раздражение из-за света, распространившись на все колючки, в конечном итоге достигает лучевых связок и там сохраняется в биполярных нервных клетках в виде *тонуса*. Когда световой стимул прерывается, часть сохраненного тонуса распространяется вверх к позвоночнику, вызывая слабую форму реакции позвоночника, и позвоночники сближаются.

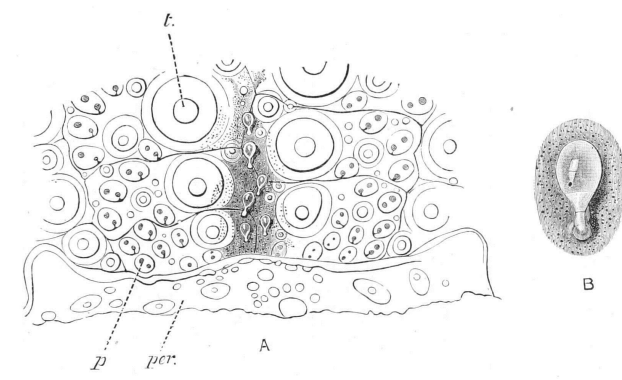


Рис. 233.— Чтобы показать характер и распределение сфаэридий у *Strongylocentrotus droëbachiensis*. **А**, часть лучевой кости со сфаэридиями и прилегающим краем перистомы. *p*, пара пор для ножки трубки; *per.*, перистомы; *t*, первичный бугорок. **В**, изолированный сфаэридий. (По имени Ловен.)

Следовательно, будет видно, что так называемая центральная нервная система *Echinus* ни в каком смысле не действует как мозг, как действительно можно было бы предположить по отсутствию в ней какой-либо дифференцировки. Как указывает Уэкслюлл, когда животное полностью покрыто подобными органами, такими как шипы и педицеллярии, способными действовать автоматически, мозг не нужен. Задача мозга - направлять органы, находящиеся в определенном месте, к опасности, которая может исходить с любой стороны, но у морского ежа любой позвоночник так же хорош, как и любой другой, и такая ориентация не нужна. "У собаки животное двигает ногами, у морского ежа ноги двигают животное". Что действительно нужно морскому ежу, так это средство для предотвращения поражения его педицеллярий его собственными органами, с которыми они могут соприкасаться. Таким образом, он обладает "аутодермином", химическим веществом, содержащимся в эктодерме, которое парализует мышцы педицеллярий, в чем можно убедиться, предложив им позвоночник того же животного. Если, однако, позвоночник обработать кипятком, а затем предложить его злобно хватают, показывая, что это вещество можно растворить.

Точно так же, как в случае с Морской звездой, когда нервное кольцо перерезано, ножки трубочек в различных радиусах больше не координируются друг с другом.

Помимо кончиков трубчатых ножек, у ежа есть еще один вид органа чувств - **сфаэридии** (рис. 233). Это крошечные стекловидные сферы из известкового вещества, прикрепленные соединительной тканью к столь же крошечным выступам на пластинках амбулакры, обычно вблизи средней линии. На самом деле они представляют собой миниатюрные шипики и, подобно последним, покрыты толстым слоем эктодермы, под которой находится особенно хорошо развитая подушка из нервных волокон. Не хватает только слоя мышц, который соединяет нормальный позвоночник с его выпуклостью. Хотя определенные экспериментальные доказательства отсутствуют, вся структура сфаэридий показывает, что они принадлежат к категории "органов равновесия". Когда животное раскачивается из стороны в сторону, карабкаясь по неровной поверхности, более тяжелая головка сфаэридии

будет больше наклоняться в ту или иную сторону и, таким образом, оказывать нагрузку на различные части влагалища, и таким образом животное запоминает свое положение относительно вертикали.

Между лучевым нервным канатиком и лучевым сосудом проходит единственный **радиальный перигемальный канал** (рис. 232, *перих*), представляющий два параллельных канала, обнаруженных в том же месте на Астероиде. Пять перигемальных каналов ведут вниз, к пространству, называемому **целомом лантера**, окружающему пищевод.^[483] Поскольку скелет короны состоит из пластинок, неподвижно соединенных вместе, мышцы, соответствующие амбулакральным мышцам Астероидов, были бы бесполезны, и поэтому стенка перигемального канала остается тонкой, и на его стороне, обращенной к общей целома, мышцы не развиваются, а на стороне, обращенной к нервному канатику, нет нервных клеток. Там, однако, где лучевой нерв входит в нервное кольцо, и на самом кольце развивается внутренний слой нервных клеток из ланцетной оболочки, которая представляет собой нижнюю или оральную часть радиальных перигемальных каналов. Эти клетки контролируют мышцы, приводящие в движение зубы. Эти каналы изначально являются частями кишечника фонаря, но у взрослого человека они закрываются от него.

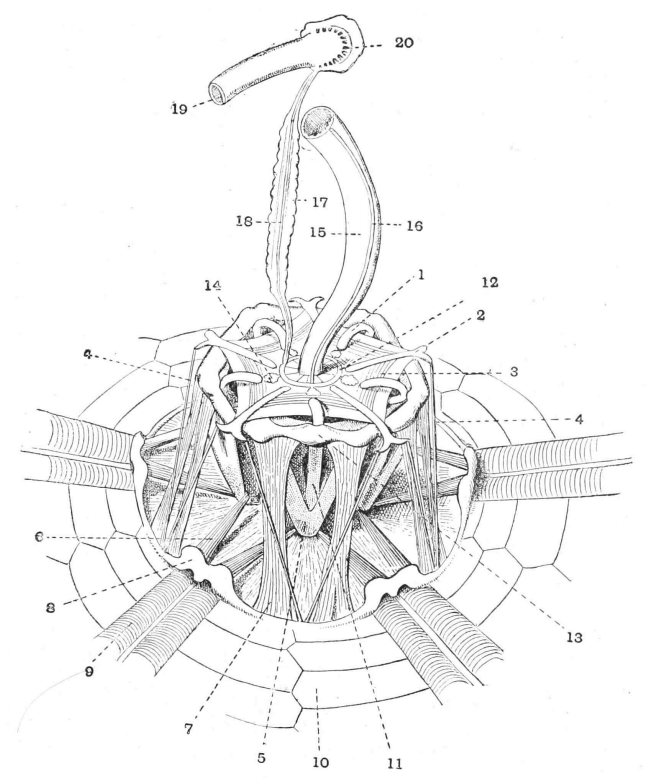


Рис. 234.—*Эхинацея эскулентная*, препарированная для демонстрации фонаря Аристотеля, $\times 2$. Вся верхняя часть скорлупы была срезана. 1, Верхний растущий конец зуба; 2, внешний раздвоенный конец одного "циркуля"; 3, мышца, соединяющая соседние циркули и действующая как подъемник этих косточек; 4, нажимной элемент циркуля; 5, нижний конец челюсти; 6, ретрактор всего фонаря; 7, транспортер всего фонаря; 8, ушная раковина; 9, ампулы трубчатых ножек; 10, межчелюстная пластинка; 11, нижняя часть зуба; 12, водно-сосудистое кольцо; 13, место соединения пары эпифизов; 14, так называемый полиановый пузырь, действительно эквивалентный телу Тидеманна на астероиде; 15, пищевод; 16, так называемый вентральный кровеносный сосуд; 17, генитальный столон; 18, канал камня; 19, прямая кишка; 20, аборальная пазуха. (Частично в честь Чедвика.)

Во внешней стене этого помещения вделаны известковые стержни, образующие **фонарь Аристотеля**. Это, во-первых, пять зубцов (рис. 234, 11), долотообразные косточки из особенно твердого и плотно посаженного известкового вещества, верхние концы (1) которых выступают за выступы верхней стенки фонаря-целома. Эти выступы представляют собой точки роста **зубов**, нижние концы которых прокалывают эктодерму и выступают в нижний конец пищевода. Каждый зуб прочно закреплен парой косточек, наклоненных друг к другу наподобие V-образных конечностей и сходящихся вниз. Каждая косточка называется "альвеолой", и вместе они образуют "челюсть". Их верхние концы соединены парой косточек, называемых "эпифизами" (13). Эти два эпифиза соединяются дугой вверх. Челюсти и содержащиеся в них зубы расположены интеррадиально. Между последовательными альвеолами расположены радиальные участки, называемые "ротулами", которые проходят непосредственно внутрь по направлению к пищеводу. Над ротулами расположены детали, называемые "радиусами" или "циркулями" (2), которые не прикреплены прочно к другим деталям, а свободно лежат на гибкой крыше фонаря-целома.

Использование различных компонентов этой структуры можно понять при осмотре мышц, которые соединяют их вместе.

Над каждым радиальным перигемальным каналом, там, где он выходит из фонаря, находится мостик из известкового вещества, называемый "ушной раковиной" (рис. 234, 8). Это возникает в виде двух стержней, которые встречаются друг с другом в пентхаусе над каналом. Это единственная часть скелета, которую можно сравнить с амбулакральными косточками *Asteroidea*, и, подобно им, она служит местом прикрепления важных мышц. Таким образом, мы обнаруживаем (1) мышцы-транспортиры (рис. 234, 7), которые возникают на верхних концах альвеол и входят в ушную раковину; когда они сокращаются, они стремятся выдвинуть весь "фонарь" наружу, чтобы обнажить кончики зубов. (2) Мышцы-ретракторы (рис. 234, 6) тянутся от ушных раковин к нижним концам челюстей и возвращают фонарь, когда он был выдвинут, в исходное положение. (3) Разделительные мышцы соединяют соседние челюсти друг с другом: при сокращении они приближаются к паре челюстей, в которые они вставлены, и легко увидеть, что при последовательном сокращении пяти разделительных мышц будет произведено вращательное движение зубов, которое заставит их выполнять действие, подобное действию шнека; при их одновременном сокращении зубы сводятся в точку. (4) Внутренние и внешние вращательные мышцы: это небольшие мышцы, которые соединяют внешнюю сторону эпифиза с вращательной мышцей. На эпифизе есть две грани, которые позволяют ему раскачиваться взад-вперед на повороте под действием этих мышц. Это раскачивающее действие должно значительно увеличить режущую способность зуба. Эти мышцы контролируются нервным кольцом и зарождающимися участками лучевых нервов, которые, как мы видели, имеют внутренний слой нервных клеток. Если слегка стимулировать нервное кольцо с одной стороны, верхний конец фонаря отклоняется от места, заставляя нижний конец, *то есть* зубы, двигаться к нему; но более сильная стимуляция производит противоположный эффект, точно так же, как в случае с шипами. Но помимо этих жевательных мышц есть и другие, которые не имеют никакого отношения к перемещению зубов. Эти мышцы прикреплены к стержням, называемым радиусами или циркулями (рис. 234, 2),^[484] которые находятся в верхней стенке фонаря-целома и могут быть названы компасными мышцами. Существует два набора: (1) Подъемные мышцы (рис. 234, 3), которые соединяют внутренние концы циркулей друг с другом. Когда они сокращаются, радиусы имеют тенденцию загибаться вверх на внутренних концах и, таким образом, приподнимают крышу целома. (2) Мышцы-депрессоры (рис. 234, 4), которые тянутся вниз от раздвоенных внешних концов циркулей к ушным раковинам. Уэкскюлл^[485] показал, что функция этих мышц и стержней, к которым они прикреплены,

является дыхательной. Эти мышцы также контролируются нервным кольцом. Если их стимулировать введением булавочной головки в пищевод, потолок полости фонаря приподнимается за счет сокращения поднимающих мышц. За этим следует сокращение мышц-депрессоров, опускающих его; тот же результат может быть достигнут, если поместить животное в воду с избытком углекислоты. Десять разветвленных жабр, описанных на стр. [514](#), являются выростами ланцетника. Когда свод этой полости опускается, содержащее жидкости вытесняется в жабры, которые таким образом расширяются и затем поглощают кислород из окружающей морской воды. Когда, с другой стороны, крыша приподнимается, аэрированная вода всасывается обратно в полость фонаря, и кислород легко проходит через тонкие стенки фонаря в жидкость, заполняющую основную целомическую полость. Таким образом, у морского ежа есть два независимых дыхательных механизма: один - циркулярные мышцы, другой - реснички, выстилающие внутреннюю поверхность трубчатых ножек.

Функция **выделения**, как и у *Asteroidea*, осуществляется амебоцитами, плавающими в общей целомической полости. Они частично выходят через тонкие основания жабр. В других частях тела им, по-видимому, вообще не удастся выйти наружу, они дегенерируют и образуют массы пигмента; окраска животного в значительной степени обусловлена этими выделяющимися веществами.

The **Репродуктивная система**, как и у двух предыдущих отрядов, состоит из вертикальной опоры, "генитального столона", и круглой "генитальной шейки", от которой отходят межрадиальные ответвления, из которых зарождаются половые органы. Генитальный столон развивается из стенки общего целома около верхнего конца осевой пазухи; он достигает большого развития и в конечном итоге полностью окружает аксиальную пазуху, которая затем выглядит как полость железистой трубки, стенки которой образованы генитальным столонем. Сложная структура, состоящая из столона и аксиального синуса, на самом деле была описана Саразинами как нефридиум^[486] в случае *астеносомы*. Однако его истинная природа проявляется при осмотре верхнего конца; тогда видно, что он открывается в канал камня и сообщается с ампулой, в которую открываются поровые каналы. Рядом с верхним концом аксиальной пазухи находится несколько удлиненный "мадрепорический пузырь", или правый гидроцеле, который был описан Сарaziном как добавочная почка (*Небеньер*), поскольку, как и аксиальная пазуха, он частично окружен генитальным столонем. Лейпольдт,^[487] однако, ясно показал, что это полностью замкнутое пространство.

Генитальный стержень начинается с верхнего конца столона и, как и у астероидов, находится во внешней стенке пространства, называемого "аборальной пазухой" (рис. 234, 20), которое находится между ним и тестом. У взрослых особей она, по-видимому, дегенерирует. Половые органы расположены на концах пяти межрадиальных ветвей рахиса (рис. 231, *угольник*). Каждый из них представляет собой огромную древовидную структуру, состоящую из разветвляющихся трубочек, вдоль которых расположены половые клетки. В период размножения они становятся такими огромными, что служат пищей для рыбаков. Термин *esculentus* произошел от этого обстоятельства. Другие виды регулярно продаются в пищу как *Frutta di Mare* (Морские плоды) в Неаполе и как "морские яйца" на островах Вест-Индии. Одна самка *Echinus esculentus* произведет 20 000 000 яиц за сезон.

Так называемая **кровеносная система** более отчетливо развита у *Echinoidea*, чем у *Asteroidea* и *Ophiuroidea*. Ниже водно-сосудистого кольца пищевод окружен оральным

кольцом лимфоидной ткани. От него отходят две нити, так называемые "спинные" (рис. 231, б.в.) и "вентральные" сосуды (рис. 234, 16), которые проходят вдоль двух противоположных сторон желудка или первого витка пищеварительного канала. Расположение этих тяжей наводит на мысль, что, подобно млечным железам человеческого кишечника, они являются каналами, по которым продукты пищеварения выводятся из желудка. Спинной тяж расположен на той же стороне, что и генитальный столон, и от него отходят ответвления, которые разветвляются на поверхности столона, из-за чего этот орган, как и у *Asteroidea*, одно время рассматривался как "сердце", но отличие столона от тяжей легко различимо. Аборальное кольцо, окружающее шейку гениталий, встроено в перегородку, отделяющую аборальный синус (рис. 234, 20) от общей полости.

Классификация *Echinoidea*.

Эхиноидеи резко делятся на три основных отряда, которые сильно отличаются друг от друга своими привычками и строением. К ним относятся: (1) *ENDOCYCLICA* или обычные ежи, за тип которых можно принять только что описанный вид. (2) *CLYPEASTROIDEA*, или ежи-лепешки, которые имеют чрезвычайно уплощенную форму, и у которых перипротокт смещен от апикального полюса так, что он больше не окружен половыми пластинками, в то время как некоторые трубчатые ножки спинной поверхности уплощены так, что служат жабрами. (3) *SPATANGOIDEA* или ежи-сердцевики, у которых очертания овальные: периферическая часть смещена, как у ежей-пирожников, и дорсальные трубчатые ножки аналогично изменены; но ежи-сердечники полностью утратили фонарь Аристотеля, в то время как ежи-пирожники сохранили его. Это сильно выраженное разделение группы было в первую очередь связано, как и во всех подобных случаях, с усвоением разных привычек разными членами одной и той же группы. Если бы мы назвали три отряда Скальными ежами, песчаными ежами и роющими ежами, это было бы не совсем верно, поскольку вторичные вторжения на чужую территорию со стороны каждого отряда, несомненно, имели место; но все же утверждение оставалось бы примерно верным и давало бы четкое представление о различиях в среде обитания, которые привели к дифференциации группы.

Отряд I. *Endocyclica* (Обыкновенные ежи).

Основные вариации касаются (1) перистомы, (2) перипротеза, (3) короны, (4) фонаря Аристотеля и его придатков, (5) шипиков, (6) педицеллярий и, наконец, (7) трубчатых ножек. Мы рассмотрим эти моменты по порядку.

Перистома. У подавляющего большинства видов эта область покрыта только гибкой кожей, в которую встроены десять маленьких пластинок, пронизанных порами для щечных трубочек-ножек; помимо них имеются неправильно расположенные тонкие пластинки. У *Cidaridae* на нем продолжают как амбулакральный, так и межамбулакральный ряды пластинок; эти пластинки отличаются от пластинок *corona* тем, что они подвижны друг на друге. У *Echinothuriidae* только амбулакральный ряд пластинок продолжается до перистомы. В случае обоих этих семейств в области перистомы имеется значительное количество трубчатых ножек, которые могут быть классифицированы как буккальные.

Перифраза.—Эта область, представляющая всю спинную поверхность *Asteroidea*, очень велика у *Cidaridae*, где, как и у *Echinus*, она покрыта кожистой оболочкой, в которую встроены маленькие пластинки. У *Saleniidae* он покрыт единственной большой поверхностно-анальной пластинкой, по краю которой выкапывается задний проход; у

Arbaciidae он покрыт четырьмя клапанообразными пластинками; в то время как у остальных видов его состояние аналогично описанному в случае с *Echinus esculentus*.

Корона.—У Echinothuriidae все пластинки разделены полосками перепончатой кожи, так что тест получается гибким. У всех других семейств это прочная панцирь. У Cidaridae поровые пластинки остаются отдельными на протяжении всей жизни и, следовательно, идентичны амбулакральным пластинкам. Они маленькие и расположены в два вертикальных ряда, поэтому амбулакры чрезвычайно узкие. У Echinothuriidae наблюдается некоторая тенденция к слипанию поровых пластинок; они разного размера, и обычно одна побольше, а другая поменьше прилипают друг к другу. У всех других видов правильные амбулакральные пластинки образуются, по крайней мере, в нижней части радиусов вблизи перистомы путем слипания пористых пластинок группами по два, три или более. Иногда таким образом может склеиваться до девяти пористых пластинок.

Когда происходит адгезия между пористыми пластинками, этому, конечно, предшествует скучивание, и это препятствует их равномерному развитию. Некоторые из них, которые простираются настолько горизонтально, что встречаются со своими собратьями на противоположной стороне радиуса, называются первичными пластинами; другие, которые маленькие и вклиниваются между более крупными, называются полупластинами. Были созданы системы классификации (в основном палеонтологами), в которых большое внимание уделялось тому, как первичные и вторичные элементы участвуют в строении составной пластины, но автору настоящего доклада не кажется, что это вообще является удовлетворительной основой для классификации. Все пористые пластинки в первую очередь эквивалентны, и вопрос о том, каким из них препятствуют в их росте, чтобы они стали вторичными, тривиален. Так называемый арбациоидный тип состоит из одного первичного с вторичным с каждой стороны; диадематойдный тип из трех первичных, иногда с вторичным между аборальным и средним первичным; и, наконец, триплексиноидный тип из двух первичных с одним или несколькими вторичными между ними.

Фонарь Аристотеля.—Под этой головой мы можем рассматривать ушные раковины и жабры, а также челюсти и зубы. У Cidaridae внешние жабры, по-видимому, отсутствуют, но из целома фонаря большие радиальные мешочки выступают вверх в общую полость целома. Предполагается, что эти мешочки являются дыхательными и называются **внутренними жабрами** или **органами Стюарта**.^[488] Они сосуществуют с наружными жабрами у Echinothuriidae и Diadematidae, хотя в последнем семействе они присутствуют только в рудиментарной форме, по два на каждой лучевой кости. Ушная дуга как у Cidaridae, так и у Arbaciidae состоит из двух столбов, которые не пересекаются, но в последнем названном семействе они основаны, как и у Echinidae, обычно на амбулакральных пластинках, тогда как у Cidaridae они возникают из межабулакральных пластинок (амбулакральные пластинки здесь очень узкие). Эпифизы отсутствуют у Cidaridae и Arbaciidae и несовершенны у Diadematidae.

Шипы.—Эти органы чрезвычайно вариабельны и обычно очень сильно различаются у видов одного и того же рода. У подавляющего большинства видов имеется ограниченное количество длинных шипов, называемых "первичными", между основаниями которых распределено большое количество гораздо более коротких "вторичных". У Cidaridae первичные очень длинные, толстые и тупые на концах, а вторичные образуют небольшие круги вокруг своих оснований. Первички у Cidaridae и кончики первичок у Arbaciidae и

Echinothuriidae покрыты специальным слоем чрезвычайно плотного, твердого известкового вещества, сильно отличающегося от рыхлого материала, из которого состоят тела шипов всех видов. У *Colobocentrotus* и *Heterocentrotus* первичные отростки очень толстые и треугольные в сечении, в то время как вторичные отростки на аборальной поверхности имеют расширенные внешние концы, которые образуют плотно прилегающий слой, защищающий эктодерму от ударов отломков. У Echinothuriidae первички короткие и настолько нежные, что их можно назвать шелковистыми.

Педицеллярии.—У Cidaridae обнаружены только геммиформные и тридактильные педицеллярии. У геммиформ железки расположены внутри рифленых лопастей, а не снаружи, как обычно, и они покрыты изнутри наростами известкового вещества по краям. У Echinothuriidae у большинства видов встречаются только тридактили и тройчатка, но рудиментарные геммиформы встречаются у одного вида и хорошо развитые офиц-головные у другого. У некоторых видов (*Centrostephanus longispinosus*) обнаружены геммиформные педицеллярии, которые утратили челюсти, но сохранили железы. Они называются "глобифераз". Мортенсен^[489] использует мельчайшие детали в строении педицеллярий для выделения видов и даже родов, но в этом настоящий автор не готов следовать ему.

Ножки-трубки.Трубчатые ножки, принадлежащие к аборальной поверхности, заострены и лишены присоски у Diadematidae, Echinothuriidae, Arbaciidae и Cidaridae;^[490] в последнем названном семействе ножки, принадлежащие к ротовой поверхности, имеют присоски, в центре которых следует отметить заостренный (сенсорный) выступ.

The **Классификация** эндоциклитов ни в коем случае не находится в удовлетворительном состоянии, и разные авторитетные специалисты пришли к совершенно разным результатам. Агассис,^[491] например, относит роды *Echinus* (распространенная британская форма) и *Strongylocentrotus* (самая распространенная американская форма) к разным семействам. Белл,^[492] с другой стороны, считает их тесно связанными. Система Белла, основанная на развитии перистомы, представляется настоящему автору наиболее оправданной, поскольку перистом, несомненно, является дифференцировкой короны, которая была вызвана тем, как животное дышит и жует, двумя функциями первостепенной важности. Перифракт также имеет важное значение, поскольку он представляет собой всю аборальную поверхность морской звезды, и поэтому в меньшей степени имеет значение расположение шипов и трубчатых ножек. Исходя из этого, живые эндоциклиды можно разделить на шесть семейств, которые кратко описаны ниже.

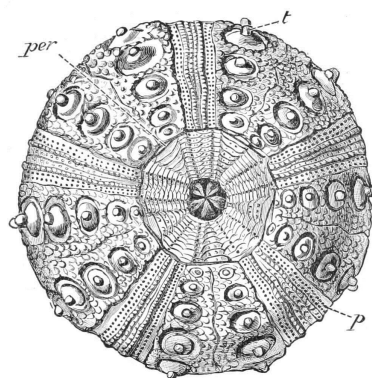


Рис. 235.— Оральный вид высушенного и очищенного теста из *сидариса*. *p*- поры для ножек трубок, расположенных в одну серию; *per* - перистомат как с амбулакральными, так и с межабулакральными пластинками; *t*- бугорок большого межабулакрального отростка.

Семейство. 1. Cidaridae.—Эндоциклические с большим перистомом и большим перипротезом. Перистомат покрыт регулярным рядом как амбулакральных, так и межабулакральных пластинок, первая из которых пронизана трубчатыми ножками. Специальных щечных трубчатых ножек и внешних жабр нет. Перипротез большой и покрыт пластинками неправильной формы (рис. 236, А). Целомия фонаря снабжена крупными органами Стюарта.

Ушные раковины неполны и состоят только из столбиков, возникающих из межабулакральных пластинок. Амбулакральные поровые пластинки остаются разобщенными, и поры расположены в единый вертикальный ряд; следовательно, амбулакры очень узкие. Каждая межабулакральная пластинка несет по одному большому первичному отростку, окруженному несколькими кругами вторичных отростков. Офиц-головных или тройчатых педицеллярий не обнаружено, а железа геммиформной педицеллярии расположена внутри вогнутости лопасти.

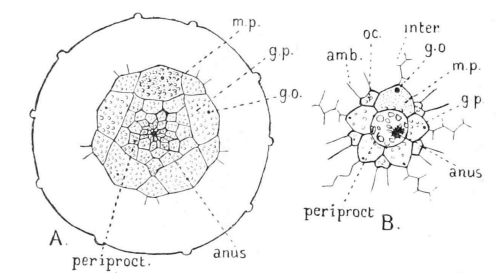


Рис. 236.—Рисунок, показывающий периферии **A**, *Cidaris*; **B**, *Echinus*, $\times 1$. *amb*, амбулакральная пластинка; *g.o*, генитальное отверстие; *g.p*, генитальная пластинка; *inter*, межабулакральная пластинка; *m.p*, мадрепорит; *oc*, глазная пора.

Cidaridae во многих отношениях являются самыми примитивными из шести ныне живущих семейств. Они распространены по всему миру и обитают главным образом в глубоководных районах. Нет двух натуралистов, согласных относительно того, как их следует делить на роды. Мортенсен,^[493] который руководствуется строением педицеллярий в качестве основного ориентира, выделяет четырнадцать родов. Другие (как, например, Белл) были склонны относить почти все существующие виды к одному полиморфному роду, *Cidaris*, обнаружив, что все попытки отделить роды друг от друга потерпели неудачу из-за открытия переходных форм. *Гониоцидарис* (рис. 237), однако, отличается сравнительно широкими пористыми зонами, оголенными местами по средней линии как радиусов, так и междиаметров, а также глубокими ямками на линиях сшивания пластинок и, по общему мнению, отличается. Этот род ограничен Восточной частью Тихого океана, но в британских водах были зарегистрированы три вида *Cidaris*, только один из которых, *C. (Dorocidaris) papillata*, вообще распространен. Он обитает в воде глубиной от 100 до 500 морских саженей у западного побережья Ирландии и Шотландии. Это также встречается в Средиземноморье и было тщательно исследовано и описано Прухо при жизни.^[494] Из его описания следует, что передвижение осуществляется почти полностью за счет шипов, и что ножки-трубки нижних частей радиусов имеют в центре диска по острому органу чувств, подобному тем, что находятся в центре первых ножек-трубочек только что преобразованного *эхинацеи*, в то время как ножки на аборальной поверхности не имеют присосок.

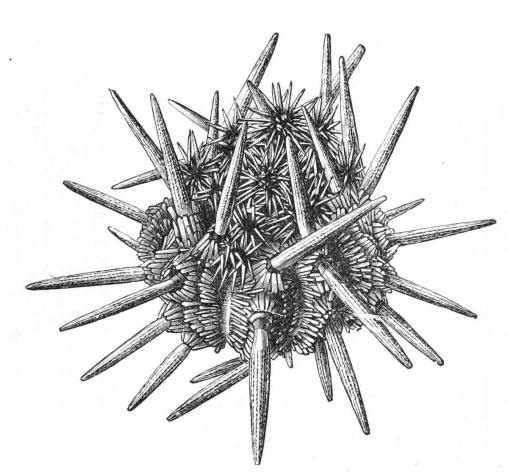


Рис. 237.—*Goniocidaris canaliculata*. $\times 2$. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 2. Echinothuriidae. Эндоциклический с большим перистомом и сравнительно небольшим перипротезом. Перистом имеет правильный ряд амбулакальных пластинок, несущих поры для ножек трубок, но не имеет межбулакальных пластинок. Специально модифицированных щечных трубчатых ножек нет, но присутствуют внешние жабры, а также внутренние жабры (органы Стюарта). Перипрокт покрыт многочисленными мелкими пластинками. Все пластины короны разделены тонкими пластинами из гибкой стенки корпуса. Многочисленные сравнительно короткие первичные шипы как на амбулакальных, так и на межбулакальных пластинках; на кончиках эти шипы покрыты слоем твердого плотного материала.

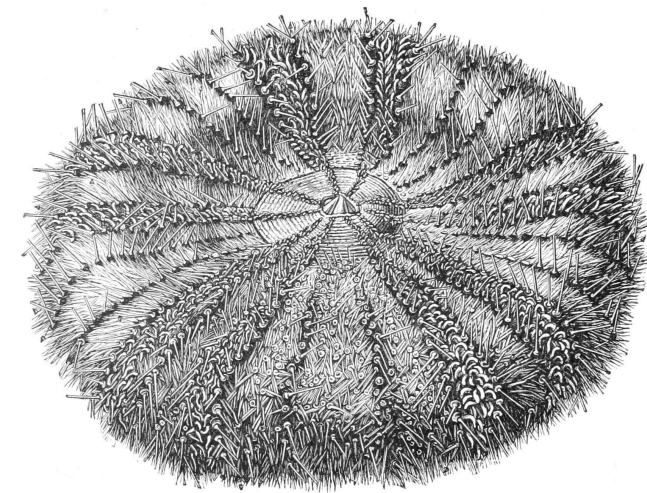


Рис. 238.—Вид *Asthenosoma hystrix* орально. $\times \frac{2}{3}$. (От Уивилла Томсона.)

Это замечательное семейство разделено Мортенсеном на десять родов, основанных, как обычно, на педицелляриях, но с учетом также формы кончика твердого материала на шипах. Большинство авторов относят большинство видов к двум родам, *Phormosoma* и *Asthenosoma* (рис. 238), признавая также род *Sperosoma* для одного или двух aberrantных видов. *Астеносома* отличается наличием широких промежутков мембраны между пластинками и наличием десяти продольных складок стенки тела, по две на каждой лучевой кости, в которых развиты мощные продольные мышцы, выступающие внутрь по радиусам. Органы Стюарта очень большие. У *формосомы*, напротив, промежутки между мембранами очень узкие, а продольные складки тонкие и перепончатые, а органы Стюарта рудиментарные.

Asthenosoma hystrix и *phormosoma placenta* были обнаружены на большой глубине у побережья Ирландии. *A. urens*, у которого у оснований шипов имеются эктодермальные ядовитые мешочки, обитает в Индийском океане близ Цейлона и был тщательно описан Саразинами,^[495] которые рассматривали его структуру как доказательство того, что Echinoidea произошли от Holothuroidea. Однако и палеонтология, и эмбриология предоставили убедительные доказательства того, что Echinoidea произошли от Asteroidea, и, следовательно, есть основания полагать, что Holothuroidea произошли от примитивных Echinoidea, а не *наоборот*. Echinothuriidae, возможно, можно рассматривать как демонстрирующие первые шаги в изменении, и хотя, возможно, они не были тесно связаны с настоящими предками Holothuroidea, они, во всяком случае, демонстрируют параллельные модификации.

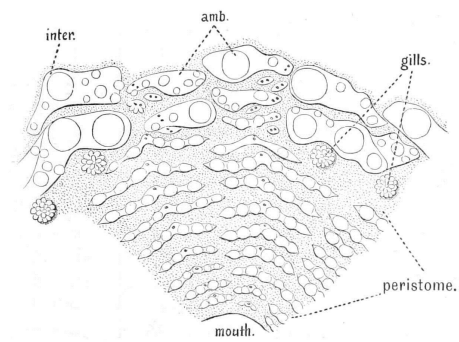


Рис. 239.—Вид перистомы *Asthenosoma hystrix*. *amb*, амбулакральные пластинки по нижнему краю короны; *inter*, нижние пластинки межабулакальной области. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 3. Saleniidae.—Эндоциклические с большим перистомом и перипроктом. Перистом покрыт тонкими, рассеянными, неправильной формы пластинками. Есть пять пар специальных щечных трубочек-ножек, каждая из которых поддерживается специальной пластинкой, и есть наружные жабры. Перифракт вырыт сбоку от большой центральной пятиугольной плиты. Он покрыт пятнадцатью или двадцатью пластинами.^[496] Амбулакральные пластинки расположены отдельно, как у Cidaridae, но иногда соединяются парами вблизи перистома. Межамбулакральные пластинки также, как и у Cidaridae, каждая несет по одному большому первичному отростку, окруженному кругом вторичных отростков. К этому семейству принадлежат несколько глубоководных форм, наиболее известным из которых является типовой род *Salenia* (рис. 240). Ни один из них не встречается на территории Великобритании. Внешне они напоминают Cidaridae, но на самом деле они широко разделены по существу современным характером перистома.

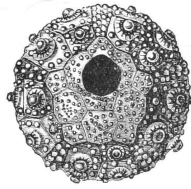


Рис. 240.— Высушенная и очищенная раковина *Salenia varispina*, показывающая периферию, покрытую одной большой пластинкой. × 4. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 4. Arbaciidae.—Endocyclica с перистомом, на котором, как и у Saleniidae, имеется всего десять выступающих пластинок, продырявленных ножками щечных трубочек, и, кроме того, эти тонкие пластины неправильной формы; присутствуют наружные жабры, а ушные раковины состоят из неполных дуг, отходящих от амбулакральных пластинок. Периферия покрыта четырьмя пластинами, похожими на клапаны. Амбулакральные поровые пластинки разделены вблизи перипротеза, но вблизи перистомы соединяются по "арбациоидному" образцу (v. стр. [531](#)), образуя вторичные пластинки. Каждая межамбулакральная пластинка несет по несколько шипов. В британских водах представители этого замечательного семейства неизвестны, но *арбация* встречается как на восточном побережье Северной Америки, так и в Средиземноморье. Отличается конической формой теста. Все верхние ножки-трубки лишены присосок; для передвижения используются только те, что находятся на поверхности рта.

Экскюлл изучал средиземноморские виды и показал, что шипы сходятся независимо от того, насколько сильным может быть раздражитель, и поэтому неспособны способствовать передвижению; также что эктодерма лишена ресничек, и, следовательно, фекалиям, которые попадают на поверхность животного, не позволяется опадать, как у других родов, из-за расхождения шипов или из-за действия ресничек. В естественной среде обитания рябь на берегу очищает животное. В неволе оно может задохнуться.

Семейство 5. Diadematidae.Эндоциклические с перистомом, похожим на перистому у Arbaciidae и Saleniidae. Присутствуют внешние жабры и десять щечных трубчатых ножек. Перипротез небольшой, покрытый многочисленными мелкими пластинками. Ушные раковины образуют полные арки, исходящие из амбулакральной области. Фонарь Аристотеля снабжен рудиментарными органами Стюарта. Амбулакральные поровые пластинки разделены на вершине, но соединяются орально "Диадематоидным" образом (стр. [531](#)), образуя составные пластинки. Межамбулакральные пластинки несут многочисленные первичные отростки. Ножки аборальных трубочек заострены, лишившись присосок.

Это семейство представлено (по словам Агассиса) в настоящее время семью родами, ни один из которых не встречается в британских водах, хотя один (*Centrostephanus*) заходит в Средиземное море. *C. longispinus*^[497] был исследован Уэкскуллем и обнаружил, что он отличается чувствительностью к свету и тени, а также быстротой движений, которые в основном осуществлялись его длинными шипами. Семейство напоминает Arbaciidae заостренными аборальными трубчатыми ножками, но в полных ушных раковинах оно напоминает следующее семейство.

Семейство 6. Echinidae.—Эндоциклические с перистомом и перипроктom, как у предыдущего семейства. Внешние жабры и щечные трубчатые ножки присутствуют, но

органы стюарта полностью отсутствуют. Амбулакральные пластинки объединяются в плане "Триплексиноида" (стр. 531) с образованием вторичных пластинок. Межамбулакральные пластинки с многочисленными бугорками. Все ножки-трубки имеют присоски.

Это семейство содержит гораздо большее количество ныне живущих родов. Оно делится на два подсемейства, а именно:-

(a) Темнолистные.—Иглокожие, у которых пластины короны переходят друг в друга с помощью углублений и бугорков вдоль линии шва. Это подсемейство не встречается в британских водах; почти все виды приурочены к Индийскому и Тихому океанам, но на восточном побережье Америки оно представлено несколькими родами, которые, однако, обитают в глубоководье, например, *Trigonocidaris arbacina*.

(b) Эхинины.—Иглокожие, у которых пластинки соединяются друг с другом прямыми простыми швами.

Это подсемейство представлено в британских водах тремя родами, а именно. *Echinus*, *Sphaerechinus* и *Strongylocentrotus*. *Echinus* отличается тем, что его поры расположены дугами по три, благодаря тому, что его поровые пластинки объединены по три, образуя вторичные пластинки, в то время как у двух других родов амбулакральные пластинки состоят из четырех или более поровых пластинок. Шесть видов *Echinus* были зарегистрированы в британских водах, а именно: *E. esculentus*, *E. acutus*, *E. miliaris*, *E. norvegicus*, *E. microstoma* и *E. elegans*. Достоверность последних трех весьма сомнительна. Мортенсен^[498] рассматривает *E. norvegicus* и *E. microstoma* как простые вариации *E. acutus*, и это, вероятно, правильно. *E. esculentus* уже был описан; его наиболее заметной особенностью является лес сравнительно коротких, плотно упакованных, красноватых или белых первичных шипиков, которыми он покрыт, между основаниями которых трудно обнаружить нежные вторичные отростки. По сути, это мелководный вид. *E. acutus* отличается гораздо меньшим количеством и большей длиной первичных и многочисленными нежными вторичными. Это обитатель более глубоких вод, обитающий в изобилии на глубине 100 морских саженей, хотя отставшие встречаются и на более мелководье. На глубинах, на которых он обитает, волновое возмущение едва ощущается, и, следовательно, длинные первичные волны не раздражаются.

E. elegans имеет шипы, промежуточные по характеру между шипами *E. esculentus* и шипами *E. acutus*. Как и последний, он обитает в более глубоких водах. Автору настоящего доклада представляется вполне вероятным, что дальнейшие исследования могут показать, что *E. acutus*, *E. elegans* и *E. esculentus* являются представителями непрерывного ряда форм; безусловно, личинки и раннее развитие *E. acutus* и *E. esculentus*, крайних представителей ряда, поразительно похожи.

E. miliaris несколько широко отличается от других видов и тесно связан с *E. microtuberculatus* из Средиземноморья, от которого его отличает, главным образом, большая толщина рассеянных пластинок на перистом пространстве последнего вида. От других британских видов он отличается гораздо меньшим размером и зеленоватым оттенком своих первичных шипов, которые короткие и толстые, с фиолетовыми кончиками. Его личинка заметно отличается от личинки *E. esculentus*. *E. miliaris* является прибрежным видом и в большом количестве встречается в некоторых шотландских морских озерах; когда отлив отступает, под каждым камнем на усыпанном гравием пляже можно найти по несколько экземпляров.

У него есть любопытная привычка "одеваться", т.е. покрывать себя фрагментами мертвых раковин, морскими водорослями и т.д., которые удерживаются на месте с помощью аборальных трубчатых ножек. Эта привычка помогает животному скрываться и, вероятно, развилась из-за опасностей, которым *подвергается E. miliaris* из-за своего прибрежного образа жизни.

Sphaerechinus отличается от *Echinus* структурой амбулакральных пластинок, в которой он сходен с *Strongylocentrotus*, но отличается от этого рода очень глубокими жаберными расщелинами, или углублениями по краю короны, из которых выдавливаются жабры. Однако его наиболее заметная особенность, как показали и Мортенсен, и Уэкслюлл, состоит в высокоразвитом характере его геммиформных педицеллярий, на стеблях которых расположены железы. Когда голова с ее ядовитыми железами оторвана, секреция этих желез-стеблей может обволакивать врага клейким секретом, который затрудняет его движения. Лезвия при легком механическом воздействии очень широко расходятся и фиксируются в этом положении, так что тело противника оказывается в пределах их досягаемости. Мышцы ядовитых желез сокращаются, но их протоки при раскрытии изгибаются, так что секрет не может выйти наружу. Органы чувств покрыты жесткими волосками, которые проникают сквозь поверхность тела врага и заставляют выделяться его соки, тем самым стимулируя смыкание лезвий и в то же время позволяя яду выводиться наружу. Следует помнить, что геммиформные педицеллярии *Echinus* открываются в ответ на химический стимул и закрываются при дополнительном механическом; так что их реакции прямо противоположны тем, что происходят у *Sphaerechinus*. *S. granularis*, средиземноморский вид с короткими красными шипами, только достигает Нормандских островов.

У *Strongylocentrotus* неглубокие жаберные щели и геммиобразные педицеллярии, как у *Echinus*, за исключением того, что у них мускулистый стебель. На территории Великобритании он представлен двумя видами, *S. lividus*, у которого первичные колючки заметно длиннее вторичных и коричневатого-фиолетового цвета, и *S. droëbachiensis*, у которого первичные колючки немного длиннее вторичных и зеленовато-коричневого цвета. *S. lividus* в изобилии встречается в Средиземноморье и достигает Ла-Манша и западного побережья Ирландии. В последнем названном районе, где он полностью подвержен влиянию Атлантического океана, он, как говорят, выкапывает для себя норы в известняковых породах глубиной около десяти дюймов.^[499] *S. droëbachiensis*, который был зарегистрирован на территории Великобритании, в основном с западного побережья Шотландии, является одним из наиболее распространенных представителей фауны восточного побережья Америки. В заливе Святого Лаврентия и в ответвлениях залива Фанди он встречается тысячами и часто остается обнаженным во время отлива. Таким образом, он занимает место *E. miliaris* в британской фауне. Родственный, если не идентичный вид, *S. purpuratus*, встречается в Пьюджет-Саунд на побережье Тихого океана.

Другими интересными родами Echininae являются *Echinometra*, *Colobocentrotus* и *Heterocentrotus*. Все они обладают большими, толстыми первичными пальцами, и все имеют эллиптическую форму по очертаниям. У *эхинометры* первичные конечности заострены, а длинная ось тела составляет косой угол с осью, проходящей через рот и мадрепорит. У *Colobocentrotus* и *Heterocentrotus* ось, проходящая через рот и мадрепорит, является короткой осью эллипса, а первичные шипы очень толстые и треугольного сечения, в то время как расширенные концы вторичных шипов образуют плотно прилегающий панцирь между их

основаниями. У *Colobocentrotus* тест заметно уплощен с нижней стороны, и этот уплощенный участок окаймлен кругом первичных клеток; но у *Heterocentrotus* по всему тесту имеется несколько рядов первичных клеток. Это тропические роды, обитающие на внешней стороне коралловых рифов, и им требуется кираса из расширенных вторичных органов для защиты от волн.

Порядок II. Clypeastroidea (Ежи-жмыхи).

У "ежей-тортиков" есть только один представитель в британской зоне, и он непригоден для вскрытия из-за своего небольшого размера. Поэтому мы выберем в качестве вида "Песчаный доллар" *Echinarachnius parma* (рис. 241, 242), который в изобилии встречается на мелководье восточного побережья Северной Америки. Как следует из его популярного названия, это чрезвычайно уплощенный морской еж почти круглой формы, что наводит на мысль о сходстве с серебряным долларом североамериканской валюты. Перистома чрезвычайно мала и расположена в центре нижней поверхности (рис. 241), в то время как перипротез расположен с одного края. Очертания не совсем круглые, поскольку периферия находится в небольшом углублении по краю; и эта сторона шире и имеет меньшую степень кривизны, чем противоположная, так что вторичная двусторонняя симметрия накладывается на фундаментальную радиальную симметрию, общую для всех иглокожих. Линия, проведенная таким образом, чтобы пройти через задний проход и центр диска, разделит животное на две одинаковые половины; периферия, конечно, находится в интеррадиусе, а ось симметрии проходит через центр одной лучевой кости. Таким образом, мы можем отличить переднюю группу из трех радиусов, или "тривиум", от задней пары, или "бивиума". Мадрепорит находится в левой передней интеррадиальной области. Пять гениталий и пять глазных яблок окружают дорсоцентральную пластинку, которая покрывает место, которое у Эндоциклика занято периферическим отростком.

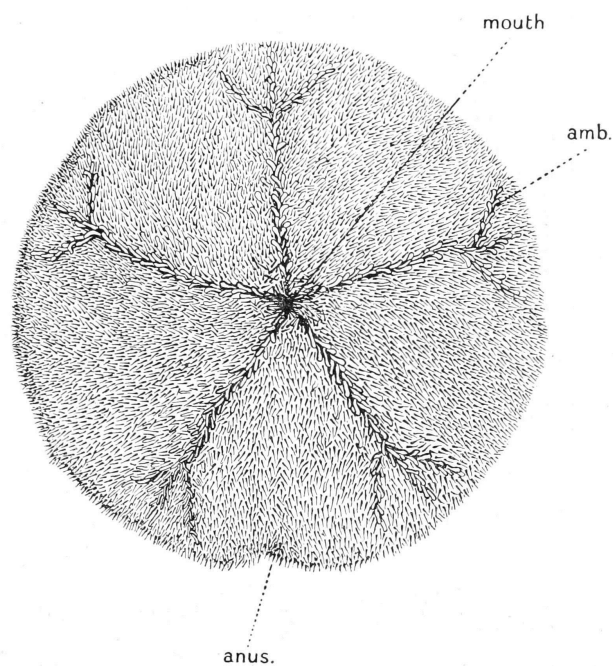


Рис. 241.— Оральный вид "Песчаного доллара" (*Echinarachnius parma*), с шипами. *amb.* Амбулакральная борозда, $\times 1$.

Все тесто покрыто очень короткими нежными колючками, которые образуют бархатистый войлок, и все они примерно одинаковой длины; они коричневато-фиолетового цвета. Все шипы на спинной поверхности покрыты ресничками, и эти реснички заставляют поток

пресной морской воды непрерывно течь по модифицированным трубчатым ножкам. Педицеллярии рассеяны среди оснований шипов; они относятся к трехпалым, геммиформным и офиц-головным типам, но у них только две челюсти.

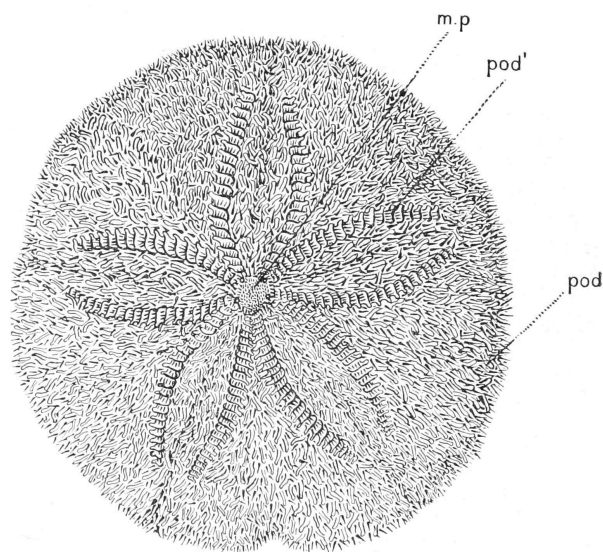


Рис. 242.— Аборальный вид "Песчаного доллара" (*Echinarachnius parma*) с его шипами. *m.p.*, madreporит; *стручок*, маленькая трубка-ножка с присоской; *стручок*, уплощенная дыхательная трубка-ножка. $\times 1$.

Амбулакральные участки на верхней поверхности теста можно различить только по уплощенным ножкам дыхательных трубок (рис. 242, *стручок*), которые видны выступающими между шипиками. Ниже эти области четко обозначены, так как в центре каждой из них находится хорошо заметная канавка, идущая внутрь к перистоме. На своем пути эта борозда принимает боковые ответвления, которые пересекают смежные межполушарные области. Назначение этих борозд будет объяснено позже. Межамбулакральные области не достигают перистомы, которая полностью окружена амбулакральными областями. Амбулакральная и межамбулакральная области состоят из довольно крупных шестиугольных пластинок, за исключением области ножек дыхательных трубок. Здесь поровые пластинки не соединены друг с другом. Эта область в каждой лучевой кости называется "лепестком" (рис. 243, А, *p*), поскольку ножки дыхательных трубок расположены в два ряда, которые расходятся от их начала в "чашечке" и слегка сходятся снова к внешнему краю диска, и, таким образом, в высушенном образце два ряда двойных пор очерчивают область, имеющую некоторое сходство по форме с лепестком цветка. Помимо этих двойных пор на больших трубчатых ножках, имеются многочисленные мелкие одиночные поры на меньших трубчатых ножках; они обнаружены во всех пластинках, амбулакральных и межамбулакральных, дорсальной поверхности, но вблизи бороздок только на вентральной стороне.

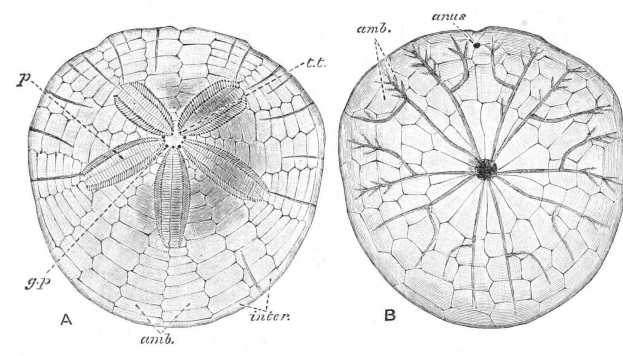


Рис. 243.—А, абораль, Б, вид оральной части *Echinarachnius parma* после удаления шипов, *amb* (на А), амбулакральные пластинки, (на Б), амбулакральные борозды; *g.p*, генитальная пора; *inter*, межполушарная пластинка; *p*, лепесток; *m.m.*, пора для концевых щупальца $\times \frac{1}{2}$.

Сфаэридии присутствуют только в количестве одной в каждом радиусе. Каждый сфаэридий заключен в ямку, расположенную у края перистомы.

Примечательной особенностью скелета *Echinarachnius*, которая в большей или меньшей степени характерна для всех Clypeastroidea, является наличие вертикальных перегородок из известкового вещества, пересекающих целом и тянущихся от верхней к нижней поверхности теста. Они обнаруживаются главным образом в периферической области животного; и не может быть никаких сомнений в том, что они возникли в виде клеточных полос, пересекающих целомудрие, поскольку формирование подобных структур можно проследить шаг за шагом у Crinoidea. В оси этих трабекул, или складок целомической стенки, выделяется желе, и в нем бродят амебоциты, продуцирующие известь. У *эхинахнуса* эти перегородки расположены группами, каждая группа расходится лучами из общего центра.

Основные особенности строения *Echinarachnius* становятся понятными, если смотреть на вид сверху в его обычной среде обитания. Он обитает на сравнительно мелководье, на песчаном дне, и обычно почти, но не совсем зарыт в песок. Таким образом, он может быть опрокинут силой волн и течений, и он защищен от этой участи своей приплюснутой формой. Такая форма, однако, требует некоторой опоры для верхней части теста, и это обеспечивается внутренними перегородками.

Чтобы рассмотреть внутреннюю анатомию "Песчаного доллара", необходимо тщательно, кусочек за кусочком, снимать спинную поверхность панциря. Таким образом, обнажается весь ход пищеварительного канала; как у *Echinus esculentus*, видно, что он выходит из верхней поверхности фонаря Аристотеля. Затем она резко изгибается влево и делает полный круг по краю диска; эта часть является желудком, она значительно раздута и сопровождается "сифоном". Затем он резко загибается назад, но проходит только половину круга; когда он достигает задней межлучевой кости, он заканчивается в заднем проходе (рис. 244).

Фонарь Аристотеля значительно упрощен по сравнению с его состоянием у обычных ежей. Как ротулы, так и циркули отсутствуют; губки резко загнуты сами на себя, и их внешний вид создает впечатление, что они участвовали в процессе сжатия, которому подверглось тесто в целом, и, таким образом, стали изогнутыми. Зубы расположены почти горизонтально и фактически сочленяются с ушными раковинами, которые, как и у Cidaridae,

состоят из несвязанных столбиков и отходят от пластинок интеррадиуса. Каждая колонна слита с соседней, принадлежащей следующему радиусу, так что система, которая в *Echinus* состоит из пяти радиальных арок, здесь состоит из пяти межрадиальных колонн. Фонарь Аристотеля утратил свою дыхательную функцию и, по-видимому, также жевательную, поскольку зубы используются как лопаты, чтобы загребать в рот песок, смешанный с органическим детритом и мелкими организмами, которыми питается животное.

Водно-сосудистая система сильно модифицирована. Существует два резко выраженных вида трубчатых ножек - (а) дыхательные трубчатые ножки, (b) опорно-двигательные трубчатые ножки. Оба вида заканчиваются присосками, но первая разновидность намного крупнее второй; они обладают уплощенным дольчатым основанием и соединены с ампулой двойным каналом. Они выходят только из двойных пор, образующих лепесток. Опорно-двигательные трубки-ножки маленькие и цилиндрической формы; они, как уже упоминалось, разбросаны по всей верхней поверхности теста, проникая как в амбулакральную, так и в междулакральную пластинки, но все соединены поперечными каналами с радиальными каналами водно-сосудистой системы. На нижней поверхности они ограничены окрестностями амбулакральных канавок, которые не имеют ничего общего с амбулакральными канавками астероида, но обусловлены вторичной локализацией трубчатых ножек, которые здесь также соединены по каждому радиусу одним радиальным каналом. Внешний вид живого *эхинарахниуса*, покрытого настоящим лесом коротких коричневых трубчатых ножек, очень поразителен.^[500]

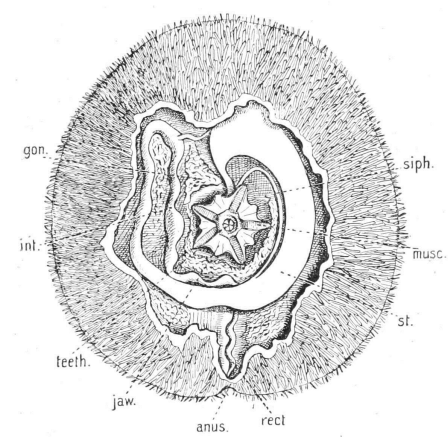


Рис. 244.— Вскрытие *Echinarachnius parma*. × 1. Пищевод был разрезан и сдвинут в сторону, чтобы открыть фонарь Аристотеля. Аборальная часть теста удалена. *gon.*, детородный орган; *int.*, кишечник; *musc.*, поперечная мышца, соединяющая челюсти смежных междольевых органов; *rect.*, прямая кишка; *siph.*, сифон; *st.*, желудок.

Состояние водно-сосудистой системы должно быть полностью объяснено особенностями окружающей среды животного. Потребность в специализированных органах дыхания вызвана привычкой жить, наполовину зарывшись в песок. При таких обстоятельствах нагрузка по снабжению необходимым кислородом ложится на ножки-дорсальные трубки, и они модифицируются для того, чтобы приспособиться к этой функции. Опорно-двигательные трубчатые лапы очень малы и слабы по сравнению с таковыми у *Echinus esculentus*, но это становится понятным, если вспомнить, какое слабое сопротивление оказал бы податливый песок тяге мощной трубчатой лапы, подобной той, что у обычных ежей, поскольку для перемещения существа по песку необходимо множество слабых толчков, распределенных по всей его поверхности, и опорно-двигательные трубчатые лапы точно приспособлены как по размеру, так и по количеству для этого объекта.

Основные моменты, по которым Clypeastroidea различаются между собой, - это (1) природа внутреннего скелета, (2) форма и (3) шипы.

Внутренний скелет. У *Echinocyamus* и его союзников она состоит в каждом междоузлии из двух простых перегородок, расходящихся лучами к краю диска; у *Laganum* она состоит из стенок, параллельных краю диска; у *Clypeaster*— из отдельных столбиков.

Форма. У *эхиноциамуса* очертания овальные, а тест сравнительно высокий. У *рябчика* и его союзников очертания пятиугольные, а тесто вздуто в виде тупого возвышения в центре. Однако у большого числа родов щепень, как у *Echinarachnius*, чрезвычайно тонкий и плоский, а контур может иметь различные углубления. Первые признаки этого процесса видны у *самойэхи*нахнии, но у *Rotula* край вытянут в пальцевидные отростки, которые все расположены внутрирадиально. У *меллиты* эти отростки соединяются друг с другом дистально, образуя пространства, называемые "лунками", которые выглядят как перфорации теста.

The **Классификация** Clypeastroidea, принятая Агассисом, основана главным образом на степени развития внутреннего скелета, и, поскольку это имеет большое физиологическое значение для животных, мы будем следовать ей здесь; но с тех пор, как она была опубликована, было сделано замечательное открытие *пигастридов*, вида, ранее известного только по окаменелостям. Следовательно, мы должны признать два подотряда:-

Подотряд I. Protoclypeastroidea.

Задний проход на дорсальной поверхности возле апикального полюса. Один вид, *Pygastrides relictus*,^[501] без "лепестков", из глубоководья Карибского моря.

Подотряд II. Euclypeastroidea.

Задний проход на нижней поверхности.

Семейство 1. Fibularidae.—"Лепестки" короткие и несовершенные, а внутренний скелет состоит из двух коротких, направленных наружу перегородок в каждом междолушарии. К этому семейству принадлежит единственный британский клипеастро, *Echinocyamus pusillus*. Это животное никогда не превышает дюйма в длину и имеет овальные очертания. Обитает на мелководье и часто встречается в том же грунте, что и *Echinus miliaris*, но, как и все клипеастроиды, предпочитает песчаное дно.

Семейство 2. Echinanthidae или **Clypeastridae.**—"Лепестки" хорошо выражены, внутренний скелет состоит из отдельных столбиков. Самые крупные морские ежи принадлежат к этому семейству, которое обитает главным образом в тропических водах. К этому семейству относится *клайпестер*, большой ежовый жук с глубоко погруженным перистомом.

Семейство 3. Laganidae.—Тесно связан с предыдущим, но отличается тем фактом, что внутренний каркас состоит из стенок, параллельных краю теста. (*Лаганум*, *арахноиды*, *Перонелла*.)

Семейство 4. Scutellidae. Это семейство включает около половины родов и резко отличается от всех остальных (1) чрезвычайно уплощенной формой, (2) углублением контура в анальном промежутке и часто в других местах, (3) разветвлением амбулакральных борозд на нижней поверхности. *Echinarachnius*, взятый за тип при описании анатомии ежей-тортиков, является наиболее известным родом. Другими являются *Меллита* с пятью отверстиями по краю теста; и *Ротула*, у которой край образован несколькими пальцевидными отростками.

Приказ III. Spatangoidea (Ежи-сердцеведки).

В качестве вида мы можем выбрать *Echinocardium cordatum*, который в изобилии встречается в Клайде и на западном побережье Ирландии. Животное найдено закопанным в песок на глубине около 8-10 дюймов от поверхности. На этой глубине он залегает в норе, стенки которой удерживаются от разрушения несколько расширенными кончиками шипов. Эта нора сообщается с поверхностью узким цилиндрическим отверстием, подобным отверстию нор, сделанных моллюсками и другими двустворчатыми моллюсками. Небольшая практика, однако, позволяет отличить нору ежа-сердцеведа от этих.

Животное размером примерно с небольшую картофелину светло-соломенного цвета. Его контур овальный, а высота теста примерно на две трети меньше меньшего диаметра. Таким образом, она выше по отношению к своей ширине, чем у любого живого ежа. Самая высокая точка находится за центром. Более узкий конец животного заканчивается вертикальным ребром, в верхней части которого находится большой перипрокат, покрытый рядом тонких подвижных пластинок. Горлышко расположено на нижней поверхности, значительно ближе к переднему концу теста, чем к заднему. Он полностью лишен челюстей или зубов, а также жабр или подвижной перистомы.

Фонарь Аристотеля полностью исчез, оставив в качестве единственного следа своего прежнего присутствия канал с перепончатыми стенками, окружающий рот, который имеет форму поперечной щели, при этом задняя губа значительно выступает вперед.

Амбулакральные области легко отличимы от межамбулакральных по тому, что на них сравнительно нет шипов. На верхней поверхности они имеют отчетливые бороздки, причем бороздка особенно глубока в случае передней. На нижней поверхности они срастаются вокруг рта, перекрывая межчелюстные области, и здесь перфорируются крупными порами щечных трубочек-ножек. Между двумя задними радиусами на поверхности рта есть пространство со специально расположенными шипиками, называемое пластроном или грудиной. Межамбулакральные пластинки, составляющие эту область, очень удлинены и соприкасаются друг с другом в местах швов. Это удлинение связано с очевидным смещением рта вперед. Шипы очень характерны и сильно отличаются от любых, которые до сих пор были описаны. Они являются единственными органами передвижения. Основные пальцы длинные и изогнутые, с приплюснутыми кончиками, превосходно приспособленные для рытья песка, в котором обитает животное. На верхней поверхности, вперемешку с трубчатыми ножками, расположено большое количество мелких вторичных шипиков. Между двумя задними лепестками имеется обручообразная полоса из очень маленьких черных шипиков. Эти колючки покрыты реснитками и пропускают струю пресной морской воды через дыхательные трубки-ножки. Под перипротезом находится аналогичная полоса,

называемая "субанальной фасциолой"; вероятно, она создает ток воды, который уносит материал, выброшенный из заднего прохода.

Педицеллярии бывают тройчатыми и геммиовидными. Сфаэридии расположены в открытых ямках, по одной или по две в каждой, у оснований ножек трубочек, ближайших к рту.

Когда верхняя часть теста снимается, обнажается ход пищеварительного канала (рис. 247). Он очень похож на пищеварительный канал *эхинацеи*, за исключением того, что от первого витка отходит большой слепой мешочек, называемый слепой кишкой.

Водно-сосудистая система обладает многими характерными особенностями. Трубочатые ножки расположены в два ряда в каждом амбулакруме, разбросанные более мелкие ножки, которые в таком изобилии встречаются у *Echinarachnius*, полностью отсутствуют. У *эхинокарда* есть четыре различные разновидности трубочек-ножек, которые заключаются в следующем: —(а) Дыхательная трубка-ножки лепестков. У них, как у *Echinarachnius*, широкие плоские основания, но они потеряли присоску. (b) Хватательные трубки-ножки передней амбулакры. Это невероятно длинные структуры, которые при растяжении в несколько раз превышают длину тела. Они заканчиваются дисками, которые перетираются в пальцы, чтобы выглядеть как миниатюрные морские анемоны. Эти трубчатые ножки сравнительно немногочисленны и ограничены апикальной частью передней амбулакры. (с) Ножки щечных трубочек. Они короткие, толстые и заостренные и покрыты множеством булавовидных отростков. Они встречаются на всех амбулакрах в окрестностях рта. (d) Дегенеративные трубчатые ножки, обнаруженные в частях амбулакры между "зубочисткой" (см. стр. 553) и лепестками. Они единичные и заостренные, их немного, и они выходят из отдельных пор в тесте.

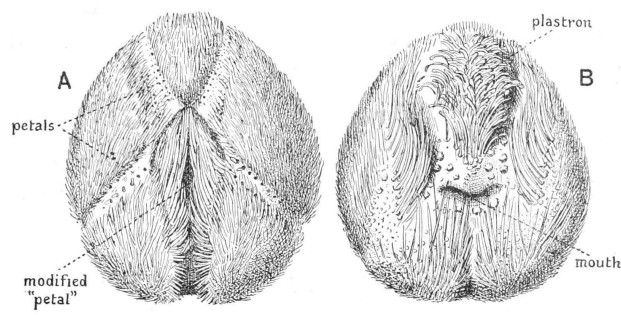


Рис. 245.—Сердцевидный эхинокард. А, оральный вид; В, оральный вид, × 1.

Это необычайное разнообразие трубчатых ног полностью объясняется, когда известны повадки животного. Функция дыхательных трубчатых ножек, конечно, не требует специального разъяснения, но своеобразная передняя амбулакрум была загадкой до тех пор, пока пищевые привычки животного не были замечены покойным доктором Робертсоном^[502] из Камбре. Он обнаружил, что животное высунуло длинные цепкие трубчатые лапы через отверстие норы на поверхность песка. Затем своими пальцеобразными отростками они собрали поверхностную пленку песка, которая была пропитана диатомовыми водорослями и другими мелкими организмами. Когда собрана, так сказать, "горсть" этого питательного материала, длинную трубчатую ножку отводят вниз по норке и проводят по части амбулакрума с глубокими бороздками к щечным трубчатым

ножкам, которым передается пища. Эти последние затем проталкивают его в рот. Одновременно вытягивается только одна хватательная трубка-ножка.

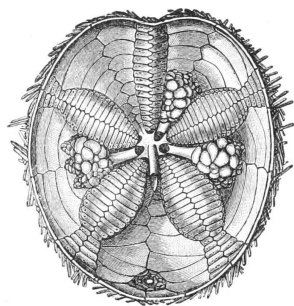


Рис. 246. Внутренняя часть теста *Hemiaster philippi*, показывающая половые органы и их протоки (у этого вида развиты только три). Слегка увеличено. (От Уивилла Томсона.)

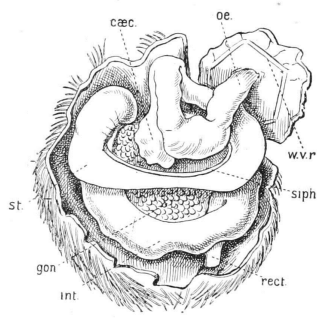


Рис. 247.— Рассечение *сердечного эхинокарда*. $\times 1$. Устная часть теста была удалена. слепая кишка, слепой мешок желудка; gon, детородный орган; int, кишечник; oe, пищевод; rect, прямая кишка; siph, сифон; st, желудок; w.v.r, водно-сосудистое кольцо.

Канал камня очень короткий и вскоре открывается в осевую пазуху; он широко отделен от поровых каналов, которые пересекают мадрепорит. Связь между ними осуществляется через длинную осевую пазуху. Половых органов всего четыре.

Ежи различаются между собой главным образом по следующим признакам, а именно: (1) форме и положению перистомы, (2) признакам "лепестков" и (3) количеству и положению фасциол.

Перистома. У многих родов она пятиугольная и центральная, и в этих случаях междуузлия начинаются в перистом пространстве с единственной пластинки, которая часто покрыта густым скоплением мелких шипиков и называется "бурреле". Оральные концы радиусов также часто состоят из скученного ряда узких пластинок, выглядящих чем-то вроде "лепестка" и называемых "филлодом". Пять буревестников и пять филлодий образуют цветкообразную фигуру, называемую "зубочисткой".

Амбулакра. У *эхинонеуса* все пять похожи друг на друга и снабжены похожими трубчатыми ножками, которые являются дыхательными, но имеют присоски. На амбулакрах нет бороздок, и лепестковидное расположение пор едва заметно; но у *Cassidulus*, *Pourtalesian* многих других родов пять лепестков хорошо заметны, хотя все они похожи друг на друга.

Фасциолы.—Эти структуры часто полностью отсутствуют; субанальная структура присутствует только в *лопатке*. У *Эвпатагуса* добавляется перипетальный. Она окружает все "лепестки" и, очевидно, выполняет функцию подачи пресной воды по дыхательным трубкам-ножкам. В *эхинокарде*, как мы видели, между двумя передними лепестками имеется "внутренняя фасциола", которая выполняет аналогичную функцию. Кроме того, этот род обладает анальной фасциолой, которая окружает задний проход и отводит фекалии.

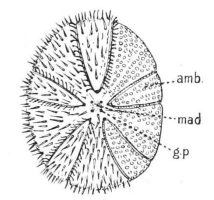


Рис. 248.—Молодой *эхиноней* с пятью равными радиусами, едва ли имеющими лепестковидную форму. *amb*, амбулакральная область; *g.p*, пора гениталий; *mad*, madreporit. (После Агассиса.)

The **Классификация** *Spatangoidea* основана главным образом на степени развития лепестков, то есть на том, до какой степени развита привычка рыть норы. Но также большое значение придается форме перистомы, поскольку пятиугольная форма является более примитивной. Выделяют семь семейств, которые следующие:—

Семейство 1. Echinonidae.— "Лепестки" вообще едва заметны; перистомы в центре нижней поверхности пятиугольной. Зубная нить не развита.

Один род, *Echinoneus* (рис. 248).

Семейство. 2. Ядрышки.—"Лепестки" отчетливые; перистомы, как у предыдущего семейства. Зубчистки нет. *Ядрышки* с анальным отверстием в борозде. *Аноханусс* вогнутой апикальной системой, служащей выводковой сумкой.

Семейство 3. Cassidulidae.—"Лепестки" обычно отчетливые; перистомы эксцентричные, но снабжены хорошо выраженной чешуйкой.

Эхиолампыс анусом на нижней поверхности.

Неолампас, с анусом на выступающем сосочке. Один экземпляр этого рода был выловлен на территории Великобритании.

Три вышеперечисленных семейства, вероятно, используют свои трубчатые ноги для ходьбы и зарываются лишь в незначительной степени. Их часто объединяют в подотряд, *ASTERNATA*, и отличают от всех остальных, которые обладают эксцентричным ртом и хорошо выраженным пластроном. Затем эти семейства группируются как *STERNATA*. Они следующие:—

Семейство 4. Ananchytidae.^[503]—*Spatangoidea* с удлиненной апикальной системой, все амбулакры схожи и не покрыты бороздками. Лепестки слабо обозначены. *Пурталезия*, с бутылкообразным продлением теста кзади. *Платибрисс*, с приплюснутым тестом.

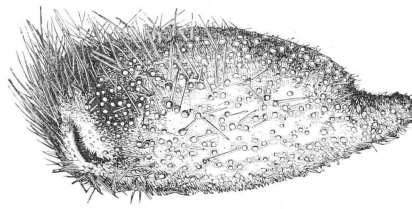


Рис. 249.—*Пурталезия джеффриси*, слегка увеличенная. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 5. Palaeostomatidae.— Аберрантное семейство, состоящее из одного рода, *Palaeostoma*. Лепестки желобчатые, с перипетальной фасциолой, но перистомные, центральные и пятиугольные.

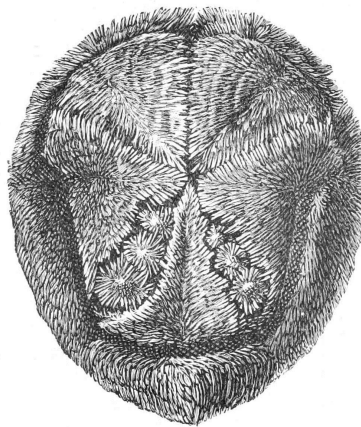


Рис. 250.—*Hemiaster philippi*. × 2. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 6. Spatangidae.—Spatangoidea более или менее уплощенной формы, с хорошо выраженными лепестками и субанальным пластроном, а также вентральным. По крайней мере, один пучок, но перипетальный никогда не присутствует. Передняя амбулакрум бороздчатая и отличается от остальных. Это семейство представлено в британских водах двумя родами, *Spatangus* и *Echinocardium*. Первый обладает только субанальной фасциолой и имеет особенно длинные изогнутые шипы на вентральном пластроне. Он представлен двумя видами, *S. purpureus* и *S. raschi*, последний отличается заостренной нижней губой. Это глубоководный вид, обитающий на глубине 100 морских саженей и более на западном побережье. *S. purpureus* довольно распространен на довольно мелководье. Из наблюдений, сделанных на образцах, содержащихся в замкнутом пространстве, следует, что он зарывается лишь настолько, чтобы оставлять лепестки непокрытыми; следовательно, нет необходимости в перипетальной фасциоле. *Эхинокард* лишен более толстых шипиков на пластроне и имеет внутреннюю фасциолу, перианальную фасциолу, а также субанальную. Как уже упоминалось, это глубоко зарывающийся человек. Он представлен тремя видами, *E. cordatum*, *E. pennatifidum* и *E. flavescens*. Первый, описанный как тип Spatangoidea, имеет глубоко бороздчатую переднюю амбулакруму. У остальных двух видов этот амбулакрум не имеет бороздок. У *E. flavescens* всего шесть или семь пар пор в задних лепестках, у *E. pennatifidum* от двенадцати до четырнадцати. Оба происходят из более глубоких вод, чем *E. cordatum*.

Семейство 7. Brissidae.—Родственны Spatangidae, но отличаются затонувшими лепестками и перипетальной фасциолой.

На территории Великобритании зарегистрированы два рода, *Schizaster* и *Brissopsis*, но первый был найден только один раз на большой глубине; второй является обычным. У *Schizaster* передние лепестки в три раза длиннее задних и отсутствует субанальная фасциола. *Бриссописис* имеет передний и задний лепестки примерно одинаковой длины и субанальную фасциолу. Единственный британский вид называется *B. lyrifera* из-за очертаний перипетальной фасциолы в форме скрипки.

Hemiaster (рис. 250) в целом напоминает *Schizaster*, но лепестки одинаковой длины, а два задних служат выводковыми сумками для птенцов. Этот род в основном обитает в Антарктике.

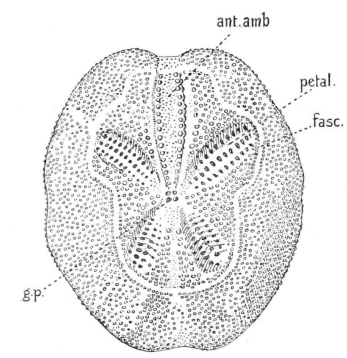


Рис. 251. Высушенная оболочка *Schizaster*, показывающая перипетальную фасциолу. *ant. amb*, передняя амбулакрум; *фасциола*, перипетальная фасциола; *g.p.*, поры половых органов, $\times 1$. (После Агассиза.)

Ископаемая эхиноидея.—Эхиноидеи хорошо представлены в геологической летописи и являются характерным элементом многих ископаемых фаун. Они появляются в ордовикской формации, но первые представители существующего семейства (*Cidaridae*) появляются только в пермском периоде.

Место позволит нам лишь очень кратко рассказать о вымерших членах этой группы. Оставляя вне поля зрения представителей все еще живущих семейств, ископаемые Echinoidea могут быть разделены на две большие группы, а именно:—

(a) палеозойские формы, которые в некоторых точках служат для соединения Endocyclica с примитивными Asteroidea.

(b) мезозойские формы, которые служат для соединения Clypeastroidea и Spatangoida с Endocyclica.

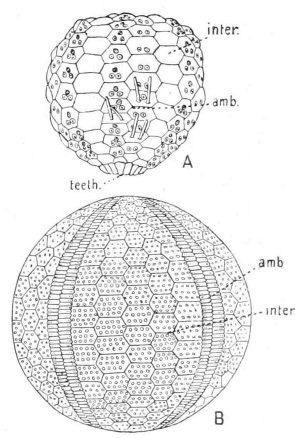


Рис. 252.—А, *Bothriocidariscus*. × 1. В, *Palaeoechinus*. × 1. *amb*, Амбулакральные пластинки; *inter*, межамбулакральные пластинки. (После Циттеля.)

Палеозойские формы часто называют *Palaeoechinoidea*, и прежде всего они отличаются тем фактом, что количество вертикальных полос пластин, составляющих корону, является переменным, одним словом, что корона еще не приобрела фиксированного определенного строения. У одного рода (*эхиноциститы*) задний проход находится вне апикальной системы. Он имеет четыре ряда пористых пластинок в каждой лучевой кости и множество рядов пластинок, каждая с единственным выступом в межлучевой области. Соллас показал, что другой (*Palaeodiscus*)^[504] во многих отношениях является недостающим звеном между *Asteroidea* и *Echinoidea*. Внутри пластин короны находится ряд амбулакальных пластин, подобных пластинам *Asteroidea*. Ножки трубки в оральной части радиусов, по-видимому, выходят между (наружными) амбулакральными пластинками. Анус не обнаружен. Все остальные эндоциклические. Древнейшая известная форма, *Bothriocidariscus* (рис. 252, А), из ордовика, имеет только один ряд межамбулакальных пластинок и два амбулакальных; перистомы не отличаются от короны. **Archaeocidaridae** появляются в девоне. У них узкие амбулакры из двух рядов поровых пластинок, как у *Cidaridae*, но межамбулакры состоят из множества рядов, элементы которых перекрываются и поэтому, вероятно, были слегка подвижны, как у *Echinothuriidae*; первичные бугорки крупные, и на каждой пластинке их всего по одному. **Melonitidae** (рис. 252, Б) появляются в каменноугольном периоде. Каждая межполушарная пластинка, которых может быть пять рядов в каждом межполушарии, несет многочисленные маленькие бугорки, и может быть четыре или более вертикальных рядов поровых пластинок, хотя у рода фигурные, *Palaeoechinus*, их всего два. **Tiarechinidae** представлены одним родом, *Tiarechinus*, с огромной апикальной системой, из триаса Тироля. Интерамбулакры состоят из одной пластинки, граничащей со ртом, трех, расположенных бок о бок, образующих межрадиальную область короны, и одной большой генитальной пластинки; амбулакра состоит из двух рядов пористых пластинок. Это семейство состоит из карликовых форм, которые, вероятно, населяли не имеющие выхода к морю моря и соленые лагуны триасовой эпохи.

Когда мы вспоминаем, что некоторые из старейших известных нам *Asteroidea* имели очень узкие рукава и межрадиальные области, окаймленные большими квадратными краями, не требуется очень больших усилий, чтобы представить, как эти края могли быть преобразованы в вертикальные ряды межамбулакры, а заостренные узкие рукава, загибаясь, могли образовать амбулакру. Физиологические преимущества этого будут рассмотрены в главе, посвященной развитию.

Настоящие цидариды встречаются в пермском периоде и в изобилии встречаются во всех более молодых формациях. Один род мелового периода, *Tetracidaris*, имеет четыре ряда межамбулакальных пластинок возле рта, уменьшающихся до двух на вершине. Это обстоятельство делает вероятным, что Cidaridae являются прямыми потомками Archaeocidaridae. Saleniidae, Echinothuriidae и Diadematidae появляются в юрском периоде, Echinidae - в меловом, а Arbaciidae - только в третичную эпоху.

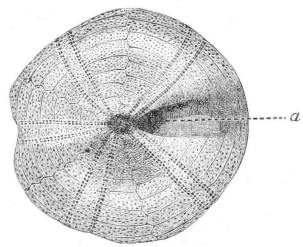


Рис. 253.—*Hyboclypeus gibberulus*. × 1. *a*, задний проход. (После Циттеля.)

Обращаясь теперь к мезозойским формам с эксцентрическим анусом, отметим, что существовал ряд форм, которые были сгруппированы вместе как **Holactypoidae**, у которых были ушные раковины, зубы и жабры, хотя они были развиты лишь слабо, и у которых поровые пластинки оставались отдельными. Перифракт занимал сравнительно большую площадь, и у *Pygaster*, как и у сохранившейся формы *пигастридов*, он соприкасался с апикальной системой, хотя и находился вне ее. Многие роды имели значительную высоту пропорционально своей длине. У *Conoclypeus* и *Discoidea* челюсти и ушные раковины были очень слабыми. У **Echinoconidae** есть только рудиментарные ушные раковины, и по этой причине их часто определенно относят к Spatangoidea, но они тесно связаны с Holactypoidae. Это меловые формы высокой конической формы (*галериты*). У *Hyboclypeus* (рис. 253) исчезли все следы зубов, но перипротез большой и находится в контакте с апикальной системой; эти формы появились в юрском периоде. У **Collyritidae**, также юрского периода, был краевой задний проход. Апикальная система была настолько удлинена, что две глазные пластинки были широко отделены от трех других, а две противоположные межзубные впадины сходились между собой. Несомненные Spatangoidea (Spatangidae и Ananchytidae) появляются в меловом периоде, настоящие Clypeastroidea (*фибуляриты*) - в меловом периоде, другие семейства - в третичном.

Рассматривая эти факты, мы видим, что от Holactypoidae мы можем незаметными шагами перейти, с одной стороны, к истинным Clypeastroidea, а с другой стороны, к истинным Spatangoidea. Holactypoidae отличались от Endocyclia только положением заднего прохода, и начальный этап смещения этого органа назад наблюдается у *Pygaster*. Из этого заключения следует один результат, а именно, что модификация дорсальных трубчатых ножек в органы дыхания и последующее появление лепестков, которые сопровождают освоение роющих навыков, независимо развились у Clypeastroidea и Spatangoidea, поскольку эти особенности отсутствовали у более примитивных представителей обеих групп.

ГЛАВА XIX

КЛАСС IV. HOLOTHUROIDEA

К этому классу элеутерозоев относятся кожистые иглокожие в форме сосисок, известные как морские огурцы. Они названы *Holothuroidea* от *ἡλόθουρος*, животного, описанного Аристотелем, и, как полагают, принадлежат к этому классу.

Holothuroidea напоминают *Echinoidea* тем фактом, что радиальные каналы водно-сосудистой системы проходят назад и вверх от кольцевого канала по поверхности тела, заканчиваясь маленькими сосочками возле заднего прохода, который, как и у *Echinoidea* *Endocyclia*, расположен на верхнем полюсе тела. У них, конечно, нет рукавов; и дополнительное сходство с *Echinoidea* подтверждается тем фактом, что амбулакральные бороздки представлены закрытыми эпинеуральными каналами, и что эктодерма состоит из длинных, тонких, жгутиковидных клеток, перемежающихся железистыми клетками, под которыми находится сплетение, состоящее из нервных волокон и маленьких биполярных ганглиозных клеток. Однако у них нет шипиков или педицеллярий; и *Holothuroidea* отличаются не только от *Echinoidea*, но и от всех других иглокожих рудиментарным характером своего скелета, который состоит всего лишь из отдельных узелков карбоната кальция, встроенных в кожу. Стенка тела снабжена поперечными мышцами, проходящими поперек межлучевых промежутков, а также мощными продольными мышцами, проходящими по радиусам, с помощью которых осуществляются червеобразные сокращения. Похожие мышцы, хотя и гораздо менее развитые, встречаются у *Echinothuriidae* и, должно быть, присутствовали у многих вымерших *Echinoidea*, у которых пластины короны перекрывались; и, следовательно, чрезвычайно вероятно, что от некоторых из этих ранних форм, как, например, от *Bothriocidaris*, могли развиваться *Holothuroidea*. **Мышечная стенка тела** действительно была таким же важным фактором в эволюции и дифференциации *Holothuroidea*, как **мышечная рука** у *Ophiuroidea* или **подвижный позвоночник** у *Echinoidea*.

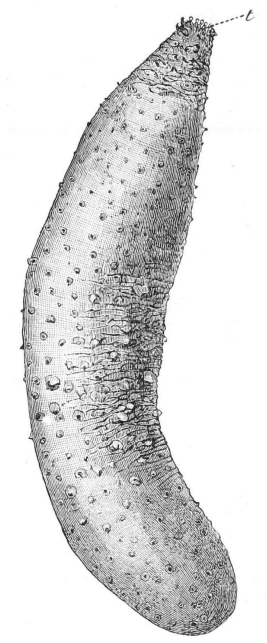


Рис. 254.—Черная голотурия. *m*, щупальце или "щупальце". $\times \frac{1}{2}$.

Существует около 520 живых видов *Holothuroidea*, и из них около двадцати одного был зарегистрирован в британских водах. Одним из наиболее известных британских видов является черная голотурия (рис. 254), широко известная как "Прядильщица хлопка"; и ее мы

возьмем в качестве вида для специального описания. Животное может достигать длины лапы, когда полностью вытягивается, и имеет диаметр от 3 до 4 дюймов. Она очень темно-коричневого цвета с одной стороны, которую при ползании она держит самой верхней, в то время как с нижней стороны она имеет коричневато-желтый оттенок. Три радиуса (часто называемые "тривиумом") расположены на нижней поверхности; два (называемые "бивием") - на верхней поверхности. Подии разбросаны довольно равномерно по всей поверхности, независимо от радиусов; внизу они представляют собой обычные ножки-трубки, снабженные присосками, в то время как на верхней поверхности они представляют собой заостренные щупальца, используемые только для сенсорных целей.

Если понаблюдать за животным живым и в его естественной среде обитания, то можно увидеть кольцо из двадцати больших щупалец, окружающих рот. Эти щупальца во всех отношениях сравнимы со щечными трубчатыми ножками Ophiuroidea и Spatangoidea и, подобно им, используются для загребания илистого субстрата, на котором лежит животное, в рот.

Людвиг использует термин "щупальца" для обозначения этих щечных щупалец, чтобы отличить их от заостренных подиумов, разбросанных по раздвоению. Эта процедура будет принята здесь. У прядильщицы хлопка щупальца, когда они вытянуты, показывают короткий гладкий стебель, от вершины которого исходит кольцо коротких веточек, которые, в свою очередь, окружены двойным рядом веточек, самих по себе разветвленных. Говорят, что такие щупальца имеют форму щита.

Поперечный разрез по **лучевой кости** морского огурца в целом аналогичен поперечному сечению по лучевой кости морского ежа; следует отметить следующие отличия: (a) У морского огурца под эктодермой находится толстая дерма с разбросанными по ней мелкими пластинками, а не кальцинированная дерма целиком, как у морского ежа; (b) ампула каждого выступа соединена с периферической частью одним каналом, а не двумя, как у морского ежа. случай морского ежа; (c) наблюдается развитие целомической нервной ткани с внешней стороны перигемального канала; (d) внутри радиального водно-сосудистого канала видны поперечные сечения двух больших полос продольных мышц, за счет сокращения которых тело укорачивается. Удлинение вызывается сокращением поперечных мышц, которые находятся на внутренней стороне стенки тела в каждом межклеточном промежутке; пять наборов, взятых вместе, действуют как круговые мышцы или резиновая лента на несжимаемую жидкость в полости тела.

Когда морской огурец вскрывается разрезом вдоль левой спинной лучевой кости, открывается просторная кишка, и в ней виден **пищеварительный канал**. Эта трубка изогнута сама на себя, так что она имеет форму ~ (рис. 255, Б), идущую назад к заднему концу тела, затем идущую вперед к переднему концу, прежде чем она, наконец, поворачивается, чтобы идти назад к анусу. Делая поперечные срезы тела на разных уровнях, можно показать, что пищеварительный канал совершает полуоборот вокруг продольной оси (рис. 255, А). Он прикреплен к стенке тела полосками мембраны, называемыми "брыжейками", и их всего три, первая из которых (*m.e.* ближайшая ко рту) прикреплена к срединному дорсальному промежутку (рис. 255, А, М¹), следующая - к левому дорсальному промежутку (М²), а последняя - к правому вентральному промежутку (М³).

Пищеварительный тракт имеет четыре области, которые различаются следующим образом:
(1) Короткий пищевод с ярко выраженными продольными складками на его стенках; он

отделен сужением от (2) желудка, очень короткой области, характеризующейся сильной мускулатурой. Далее следует (3) кишечник, тонкостенная трубка, включающая среднюю конечность и большую часть нисходящих и восходящих конечностей. Это, наконец, переходит в (4) широкую конечную "прямую кишку", или "клоаку", которая соединена со стенкой тела мышечными полосами, пересекающими целомудрие (рис. 256, 10).

Клетки, выстилающие пищевод, напоминают эктодермальные клетки; клетки, выстилающие желудок, почти полностью являются железистыми клетками и, очевидно, выделяют пищеварительный сок. Мощные мышцы этой части кишечника обеспечивают сильную перистальтику, которая тщательно перемешивает сок с пищей, и в тонкостенном кишечнике происходит всасывание переваренного материала. Крайняя тонкость стенки кишечника характерна для многих животных (например, *сипункулус*, Т. II, стр. 412), которые глотают грязь и песок ради содержащихся в них органических веществ.

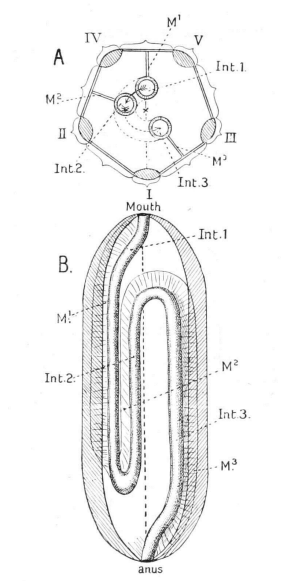


Рис. 255.—А, схематический поперечный разрез голотурии; Б, схематический продольный разрез. I-V, радиусы; Int.1-Int.3, три ветви пищеварительного канала; M¹-M³, три брыжейки, прикрепляющие их к стенке тела. (В честь Людвига.)

Прямая кишка, или клоака, является одной из наиболее характерных особенностей этого и большинства других морских огурцов. В дополнение к выведению фекалий, он используется для откачки воды внутрь и наружу и, таким образом, служит органом дыхания. Это накачивание осуществляется попеременными сокращениями расходящихся мышц, прикрепляющих клоаку к стенке тела, и круговых мышц, которые непосредственно окружают ее. Две длинные разветвленные трубки, называемые **дыхательными деревьями** (рис. 256, 11), открываются в клоаку, и в них проникает вдыхаемая вода. Более тонкие ответвления этих жабр заканчиваются округлыми тонкостенными вздутиями, называемыми "ампулами"; и когда в них попадает вода, они напрягаются, и значительное количество диффундирует через их стенки, перенося кислород в жидкость, которая заполняет кишечник. Если морской огурец оставить в ограниченном количестве воды, он иногда будет направлять задний конец вверх, пока не достигнет поверхности жидкости, и будет нагнетать воздух в деревья. Помимо деревьев, в клоаку открываются другие, гораздо более короткие трубки, называемые **органами Кювье**. Эти трубки на самом деле представляют собой модифицированные прикорневые ветви деревьев. Они неразветвленные, и их брюшина состоит из клеток, выделяющих слизь, которая сильно разбухает при добавлении морской воды. Когда устройство для отжима ваты сильно

раздражено, оно сокращает все мышцы стенки тела, и они, воздействуя на несжимаемую жидкость в полости тела, передают давление на тонкую прямую кишку, которая разрывается и позволяет вытеснить часть внутренних органов. Первыми отторгаются органы Кювье, и клетки, покрывающие их, поглощают воду, а содержащаяся в них слизь распадается на клубок белых нитей, в котором враг может быть полностью пойман в ловушку. Был замечен крупный омар, настолько окутанный этой "ватой", что был совершенно неспособен двигаться. Происхождение названия "Прядильщик хлопка" не требует дальнейшего разъяснения. Такое членовредительство, даже если оно затрагивает не только органы Кювье, но и деревья и весь кишечник, не обязательно смертельно. Если животное оставить в покое, оно может регенерировать все эти органы.

The **Водно-сосудистая система** по своим общим чертам напоминает таковую у Echinoidea. В качестве его первой поразительной особенности мы отмечаем модификацию каменного канала. Их часто бывает много, как у вида (*H. tubulosa*), представленного на рис. 256, где их пять; но независимо от того, один они или много, они не достигают стенки тела, а заканчиваются каждый вздутием, выступающим внутрь целомической жидкости и омываемым ею. Эти вздутия называются "внутренними мадрепоритами". Они пронизаны многочисленными мелкими реснитчатыми каналами, которые ведут в пространство, из которого берет свое начало каменный канал. Как камень-канал, так и мадрепорит (особенно последний) укрепляются за счет отложения карбоната извести. У молодого голотурия имеется единственный реснитчатый поровой канал, открывающийся наружу и ведущий в тонкостенную аксиальную пазуху, которая, как показал Бери^[505], позже превращается во внутренний мадрепорит; поровой канал, представляющий внешний мадрепорит других иглокожих, исчезает в то же время.

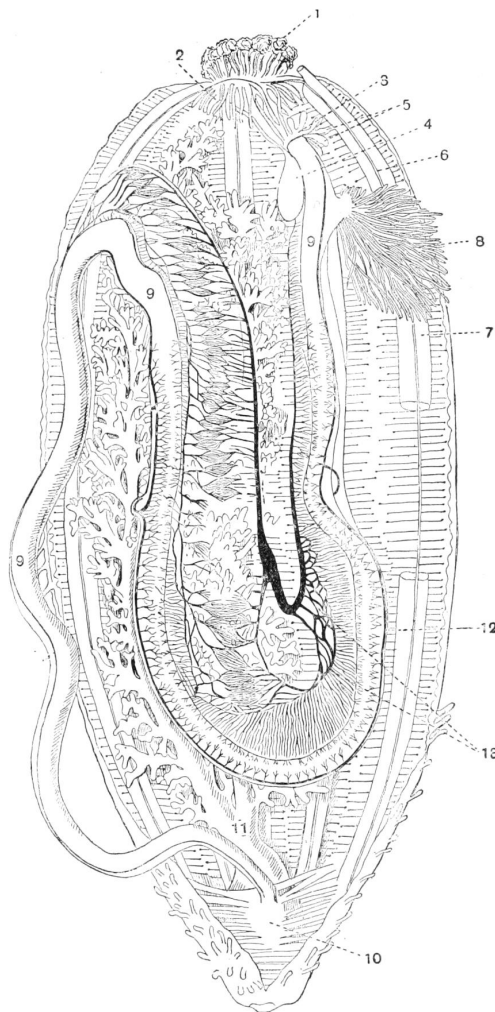


Рис. 256.— Рассечение *трубчатой голотурии*. $\times \frac{1}{2}$. 1, щупальца; 2, ампулы щупальца; 3, кольцевой канал; 4, Полиановый пузырь; 5, каналы камней; 6, радиальный канал; 7, одна из пары продольных мышц; 8, половые трубы; 9, кишечник; 10, расходящиеся мышцы клоаки; 11, основание дыхательного дерева; 12, вентральный кровеносный сосуд; 13, сплетение дорсального кровеносного сосуда. (В честь Людвиг.)

Это необычное изменение является следствием привычки нагнетать воду в дыхательные пути деревьев. Таким образом, полость тела остается плотно заполненной жидкостью, и канал камня получает возможность использовать ее для снабжения водно-сосудистой системы, таким образом делая внешний мадрепорит сверхэрогативным. Крупночешуйчатый мешочек - полиановый пузырек (рис. 256, 4), многочисленный у многих видов, свисает с водно—сосудистого кольца и служит резервуаром жидкости.

Все подии, включая щупальца, имеют ампулы. В щупальцах расположен полукруглый клапан как раз там, где внешняя часть переходит в их длинную ампулу. Когда этот клапан расширен, щупальце перемещается за счет сокращения его мышц, но когда оно сокращено, содержимое щупальца может втекать обратно в ампулу, так что щупальце сокращается до незначительного сосочка (как показано на рис. 254). Внутренняя часть щупальца покрыта реснитками, и ток, по-видимому, течет вверх по одной стороне и вниз по другой, так что этот орган, подобно спинной трубке-ножке ежа-пирожка или Сердцевидного ежа, по-видимому, способствует дыханию.

The **Нервная система** отличается от таковой у Echinoidea отсутствием пигментного пятна (или так называемого глаза) на конечной подушке радиального водно-сосудистого канала. К каждой подставке проходит так называемый нерв - на самом деле продолжение лучевого нервного канатика с его ганглиозными клетками — и он заканчивается пластинкой сенсорного эпителия в присоске трубчатой ножки или на кончике щупальца, или каждой из его ветвей в случае щупальца.

Существует целомическая нервная система, развивающаяся из радиальных перигемальных каналов. **Перигемальное кольцо** представлено у Echinoidea целомом фонаря, у Holothuroidea, по всей вероятности, "буккальным синусом", пространством, промежуточным между водно-сосудистым кольцом и пищеводом. Во внешней стенке этого органа находятся развитые косточки, которые образуют **известковое кольцо**, встречающееся у всех ^[506] морских огурцов (рис. 257, А и Б). В этом кольце (рис. 257, Б) следует различать радиальные и межрадиальные детали. Первые зазубрены на своих верхних концах и, по всей вероятности, представляют ушные раковины Echinoidea, поскольку над зазубринами проходят лучевые нервные тяжи, в то время как межрадиальные части, вероятно, представляют собой сросшуюся пару челюстей и включенный в них зуб, поскольку эти косточки развиваются из единственного зачатка личиночного эхиноида.

Так называемая **кровеносная система** по своим основным признакам сходна с таковой у Echinoidea. Он состоит из кровеносного кольца, окружающего пищевод внутри водно-сосудистого кольца и отправляющего ответвления вдоль каменного канала, а также из дорсальных и вентральных тяжей, сопровождающих кишечник по его ходу. Они лучше всего заметны в области кишечника, где в основном происходит всасывание; в стенке желудка они представлены тонким сплетением, связь которого с кровеносным кольцом прослеживается с трудом. Дорсальный "сосуд" расположен в складке брюшины, выступающей из стенки кишечника; от него отходят ответвления к кишечнику, которые соединяются на его поверхности, образуя сплетение. В средней ветви кишечника эти ветви группируются в пучки, и складка брюшины между последовательными пучками рассасывается; через образованные таким образом отверстия проникают ветви дыхательного дерева, так что ветви нельзя отделить от кишечника, не разорвав спинной сосуд (рис. 256, 13).

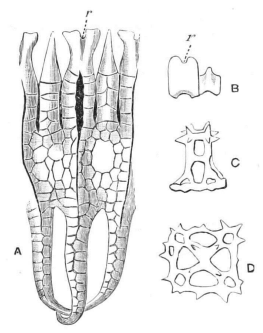


Рис. 257.—Типы известковых колец и косточек. А, известковое кольцо *Phyllophorus rugosus*, $\times 2$; В, известковое кольцо *Holothuria cinerascens*; С, косточка *Holothuria atra*; D, косточка *Holothuria fusco-rubra*. r, радиальный фрагмент. (В честь Людвига.)

The **Половые органы** состоят из единой группы разветвленных трубок, расположенных на левой стороне спинной брыжейки, которые сходятся и открываются в короткий половой

проток, который ведет к поре, расположенной по средней линии спины, на небольшом расстоянии позади щупалец. От общей точки происхождения труб, "основания гениталий", как ее называют, половой стolon червеобразной формы^[507] тянется назад вдоль полового протока к стенке тела. Генитального каркаса нет.

Классификация Holothuroidea.

Класс во многих аспектах строения чрезвычайно variabelен, но многие поразительные вариации важных органов встречаются у родственных видов и даже у одного и того же вида и, следовательно, вероятно, не имеют физиологического значения. Поэтому мы ограничим наше внимание главным образом теми различиями в структуре, которые коррелируют с различиями в привычках и, следовательно, имеют систематическое значение. Мы рассмотрим по порядку (1) щупальца; (2) способ их защиты; (3) остальная часть водной сосудистой системы; (4) жабры; и (5) скелет.

Щупальца. Эти органы были положены в основу разделения Holothuroidea на отряды, и поскольку они являются средствами, с помощью которых добывается пища, и, следовательно, имеют первоклассное физиологическое значение, эта процедура полностью оправдана. В трех отрядах они имеют щитовидные концы, описанные в случае с *черной голотурией*, но в другом крупном отряде (Dendrochirota) они сильно разветвлены и заканчиваются массой тонких веточек. В другом отряде (Synaptida) они имеют форму перьев, только с двумя рядами ветвей, в то время как, наконец, у Molpadiida это простые пальцевидные отростки с одной или двумя боковыми ветвями. Количество щупалец варьируется от десяти до тридцати.

У дендрохироты вся передняя часть тела может быть обращена внутрь, так что таким образом можно эффективно защитить коронку щупалец. Мышцы-ретракторы представляют собой модифицированные участки продольных мышц стенки тела, которые пересекают полость тела и вставляются в радиальные части известкового кольца. Подобные мышцы встречаются у рода *Molpadia* и у многих синаптид. У *Aspidochirota* и *Pelagothuria* они полностью отсутствуют, и здесь щупальца обладают длинными ампулами, которые позволяют индивидуально сокращать щупальца до очень маленьких размеров. Эти ампулы, по-видимому, присутствуют почти во всех случаях у Molpadiida и Synaptida, хотя в последнем названном порядке они развиты очень слабо и должны рассматриваться как рудиментарные. У дендрохироты, из-за сильно развитых ретракторов, они были бы бесполезны, и поэтому отсутствуют.

Водно-сосудистая система.—У синаптид радиальные каналы у взрослой особи полностью отсутствуют, и единственными подиями являются щупальца, которые выходят непосредственно из кольцевого канала. Радиальные каналы присутствуют у *пелаготурии*, но щупальца по-прежнему являются единственными подиями; у молпадииды есть только пять маленьких концевых щупалец вокруг заднего прохода в дополнение к щупальцам. У Elsipoda все подиумы имеют заостренные концы, но спинные подиумы немногочисленны, длинные и жесткие, и местами часто сливаются, образуя гротескные или примечательные придатки. У остальных форм подиумы тривиума всегда имеют присоски, в то время как подиумы бивиума могут быть заостренными, а могут и не быть. В *псолусе* два дорсальных радиальных канала и их подиум полностью отсутствуют.

Дыхательные деревья.—Они присутствуют у *Aspidochirota*, *Dendrochirota* и *Molpadiida*, полностью отсутствуют у *Synaptida* и *Pelagothuria*, и сомнительно представлены у нескольких *Elasipoda* единственным неразветвленным выростом кишечника.

Скелет.—Он состоит, как объяснялось выше, из рассеянных отложений на коже и известкового кольца. Что касается первых, то их форма сильно различается, и все же можно выделить один или два основных типа, характерных для каждого из основных подразделений. Таким образом, синаптиды характеризуются колесами со спицами, заканчивающимися ступицей, и якорями, прикрепленными к пластине. У *Elasipoda* простые андреевские кресты, в то время как для *Aspidochirota* в основном характерны "табуретки" (рис. 257, В) и пряжки (рис. 257, Г). У *Dendrochirota* поразительное разнообразие форм; однако наиболее характерными являются прямоугольный крест и решетка, очень похожие на пряжки *Aspidochirota*, за исключением того, что в первых обычно четыре отверстия расположены крест-накрест, в то время как пряжка обычно имеет два параллельных ряда по три отверстия. Поскольку эти косточки - единственные имеющиеся у нас свидетельства существования ископаемых *Holothuroidea*, они были изучены с большой тщательностью. Известковое кольцо очень разнообразно. Радиальных линий всегда пять (за исключением особей, у которых их более пяти), но межлучевые линии увеличены в синаптиде, а в других порядках в некоторых случаях уменьшены или иногда вообще подавлены. Последнее характерно почти для всех *Elasipoda*; здесь радиалы состоят из центральной горизонтальной части с двумя расходящимися плечами с каждой стороны. Эти ответвления, которые могут разветвляться многократно, пересекают соседние межлучевые связи, встречаясь с таковыми на следующих радиусах, так что межлучевые связи в большинстве случаев полностью отсутствуют. Аспидохироты обычно имеют кольцо, состоящее из маленьких квадратных косточек (рис. 257, Б). У *Molpadiida* и *Dendrochirota* радиалы вытянуты назад в раздвоенные хвосты, которые у некоторых *Dendrochirota* разделены на несколько небольших частей (рис. 257, А), причем нижние части интеррадиалий разделены аналогичным образом.

The **Классификация** *Holothuroidea* сравнительно проста. Все авторы признают шесть подразделений, и единственный спор заключается в том, следует ли рассматривать их как семьи или ордена. Людвиг^[508] делит группу на два отряда, **Paractinopoda** и **Actinopoda**, но в первый входят только те формы, которые утратили радиальные каналы, и это лишь еще один шаг в дегенерации, промежуточные стадии которой можно проследить в других подразделениях. На самом деле нет никаких оснований для противопоставления парактинопод всем остальным подразделениям, и единственная альтернатива - рассматривать шесть основных подразделений как отряды, поскольку класс должен быть разделен на отряды. Однако только в случае одного из них возможно дальнейшее деление на семьи, и, следовательно, каждая из остальных будет содержать по одной семье.

Отряд I. *Aspidochirota*.

Holothuroidea с щитовидными щупальцами, снабженными ампулами; с радиальными каналами и многочисленными подиями и с дыхательными стволами. Мышцы-ретракторы отсутствуют. Почти треть (158) видов *Holothuroidea* принадлежат к этому отряду, но существует только шесть родов, и из них *Голотурия* включает не менее 109 видов. Аспидохироты, по-видимому, по большей части обитают на достаточно твердой почве, поверхность которой они постоянно подметают своими щитообразными щупальцами, которые засовывают прилипшие организмы во вместительный рот. Четыре вида *голотурий*,

а именно. *H. intestinalis*, *H. tremula*, *H. aspera* и *H. nigra* зарегистрированы в британских водах. Названный первым - это северная форма, отличающаяся тем фактом, что все его подии имеют присоски; он встречается на севере Шотландии. *H. tremula* занимает промежуточное положение по строению между *H. intestinalis* и *H. nigra* и обитает в глубоководных районах у наших западных побережий. *H. aspera*, примечательный расходящимися шипиками, растущими из его косточек, был зарегистрирован только один раз с большой глубины. Из других родов необходимо упомянуть только *Stichopus*, примечательный квадратными очертаниями своего поперечного сечения и ограничением брюшных ножек трубок радиусами; также имеется хорошо заметное сужение переднего конца, так что можно сказать, что у этого рода есть шейка. *Stichopus* почти полностью обитает в тропических водах, и некоторые из его видов, а также виды вездесущего рода *Holothuria*, а также многие другие неопределенные виды составляют ценный "Трепанг", который является деликатесом, высоко ценимым китайцами. Трепангов ловят в различных частях Малайского архипелага. Для сохранения их варят в морской воде, сушат на солнце и неоднократно отваривают в пресной воде, пока не будет извлечена вся соль. Затем их сушат и отправляют на рынок, где из них готовят суп.

Отряд II. Elasipoda.

Holothuroidea со щитовидными щупальцами, лишенными мышц-ретракторов; все подиумы имеют более или менее заостренные концы, ^[509] но наблюдается заметный контраст между спинными и вентральными подиумами, а вентральная поверхность уплощена так, что образует ползучую подошву. Дыхательных путей нет, максимум простой дивертикул кишечника; часто сохраняется примитивный наружный мадрепорит, содержащий несколько пор.

У некоторых родов к нервному кольцу прикреплено несколько сферических мешочков, содержащих небольшие сферические кальцификации (отоцисты). Могут ли это быть метаморфизованные сфаэридии предков эхиноидов?

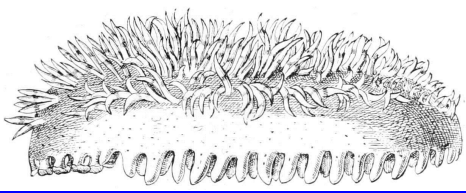


Рис. 258.—*Ilyodaemon maculatus*. $\times \frac{2}{3}$. (После Тееля.)

Первым обнаруженным представителем этого замечательного отряда была *Элпидия*, которая была извлечена на поверхность в 1875 году шведской арктической экспедицией и описана Теелем. ^[510] Большинство известных членов ордена были обнаружены дноуглубительной экспедицией его превосходительства "Челленджер". Виды, составляющие его, являются, за одним исключением, обитателями того, что можно назвать бездонными глубинами моря. Упомянутое исключение (*Ilyodaemon maculatus*) ограничено поясом глубиной от 100 до 150 морских саженей. Хорошо заметная подошва и отсутствие присосок указывают на жизнь, состоящую из постоянных перемещений по мягкому илу, образующему дно океана. Ил служит им пищей, и поскольку их вес должен в определенной степени погружать их в него, мы можем понять, почему жесткие, длинные спинные подии

были специализированы как органы дыхания, поскольку дыхательных деревьев здесь нет. Эти дыхательные пути иногда подвергаются необычайному развитию; так, у *пениагонов* несколько очень длинных из них соединяются, образуя огромный вертикальный парус, в то время как у *психропотов* один или два соединяются, образуя выступающий назад хвост. С другой стороны, у *ильодемона* (рис. 258) спинные подиумы многочисленные и тонкие.

Порядок III. Пелаготурида.

Holothuroidea со щитовидными щупальцами, снабженными длинными ампулами, которые выступают наружу, раздвигая кожу перед собой так, что образуют внешние придатки, соединенные у основания паутиной. Кальцификации отсутствуют. Нет втягивающих мышц. Нет дыхательных путей. Наружный мадрепорит сохранен, но все подии, кроме щупалец, исчезли, хотя радиальные каналы сохранились.

Этот отряд содержит один вид, *Pelagothuria natans*, который является единственным известным свободно плавающим голотуроидом, органом передвижения которого является мышечная сеть, соединяющая свободно выступающие ампулы.

Отряд IV. Дендрохироты.

Голотуриха с длинными многократно разветвленными щупальцами, заканчивающимися тонкими заостренными веточками. Щупальца-ампулы отсутствуют; но присутствуют мышцы-ретракторы, которые могут втягивать внутрь передний конец тела. Дыхательные пути хорошо развиты. Этот отряд включает двенадцать родов и более 180 видов и, подобно *Aspidochirota*, распространен по всему миру. Насколько можно с уверенностью судить по немногочисленным видам, повадки которых были тщательно изучены, кажется, что этот отряд приспособлен для ловли плавающей добычи — это отряд рыболовов. Длинные разветвленные щупальца вытянуты, как лески рыболова. Их поверхность покрыта клейкой слизью, и вскоре она покрывается мелкими организмами, которые вступили с ней в контакт. Когда щупальце захватывает таким образом достаточно большой улов, его разворачивают и засовывают в рот, который закрывается на нем. Затем его насильно вытаскивают, в ходе чего добычу, так сказать, сдирают с него. Четыре рода (*Cucumaria*, *Thyone*, *Phyllophorus* и *Psolus*) и шестнадцать видов были зарегистрированы в британских водах.

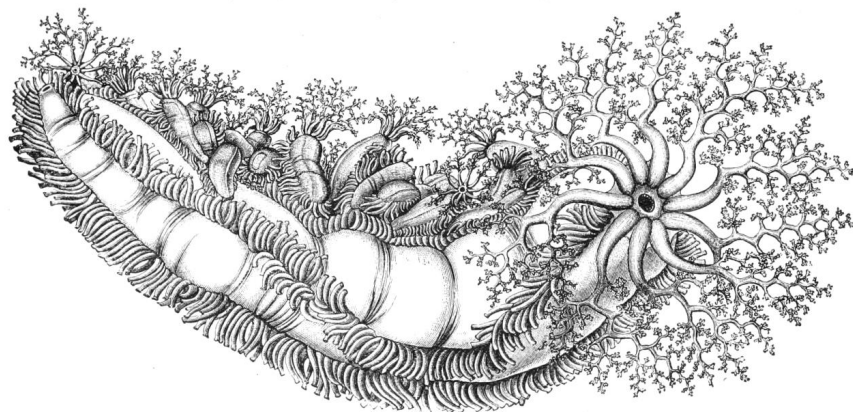


Рис. 259.—*Кукумария кроцеа*, вынашивающая детенышей, × 1. (От Уивилла Томсона.)

Кукумария примечательна тем, что является единственным родом *Holothuroidea*, у которого тело пятиугольное в поперечном сечении. У большинства его видов трубчатые ножки расположены двумя рядами вдоль каждого радиуса, но у некоторых есть дополнительно несколько разбросанных трубчатых ножек. Щечных щупалец всего десять. Изображенный вид (*C. crocea*) является антарктическим, который переносит детенышей на спине. *Thione* отличается круглым поперечным сечением и равномерным распределением ножек-трубочек по всей поверхности. У *филлофора* (рис. 260) щупалец более пятнадцати и расположены они двумя кругами: внутренним из меньших и внешним из больших щупалец. Другие подиумы, как и в *Тионе*, разбросаны.

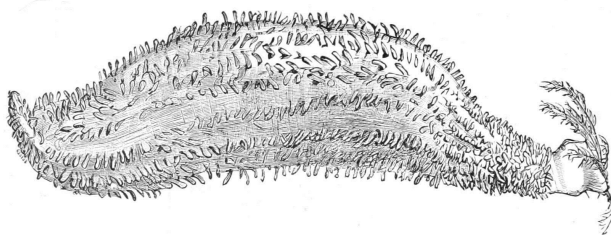


Рис. 260.—Филлофорная урна. × 1.

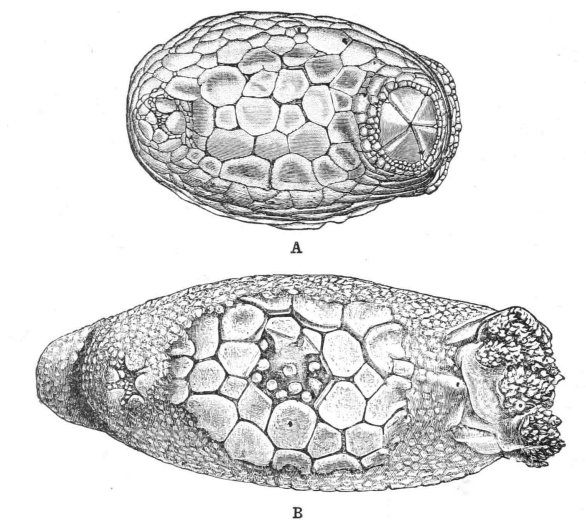


Рис. 261.—*Psolus ehippifer*. × 3. А, с втянутыми щупальцами и закрытым выводковым мешком; В, с вытянутыми щупальцами и удаленными некоторыми пластинками выводкового мешка. (От Уивилла Томсона.)

Psolus - самый необычный род. Имеется хорошо выраженная подошва, к которой приурочены трубчатые ножки, в то время как дорсальные радиальные каналы и, следовательно, все дорсальные трубчатые ножки отсутствуют. Спинные косточки увеличены, образуя сплошную кольчугу из пластинок, напоминающую корону морского ежа. Два британских вида невелики и обитают на сравнительно большой глубине, но прекрасный крупный вид водится в заливе Святого Лаврентия и проникает в солоноватую воду вверх по устью. Изображенный вид (*P. ehippifer*) относится к антарктическим, которые откладывают яйца до завершения развития в спинной выводковой сумке.

Отряд V. Molpadiida.

Holothuroidea с простыми, пальцевидными щупальцами, снабженными ампулами; иногда присутствуют мышцы-ретракторы; присутствуют дыхательные пути. Помимо щупалец, единственными подиями являются пятиминутные сосочки, заканчивающиеся радиальными каналами поблизости от заднего прохода.

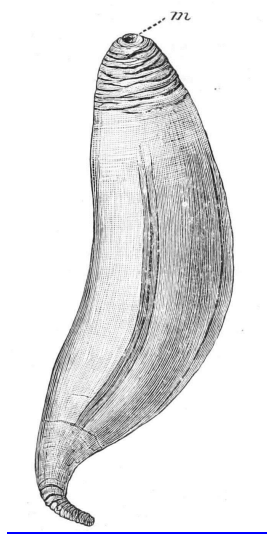


Рис. 262.—Фиолетовая трохостома. × 1. м., Устье.

Этот отряд включает шесть родов и около тридцати видов. Его особенности, по-видимому, связаны с тем фактом, что его представители являются роющими животными, ведущими образ жизни, подобный дождевому червю. Отсюда отсутствие трубчатых ножек и маленький, почти рудиментарный характер щупалец. *Трохостома* (рис. 262) и *Каудина* примечательны наличием хвоста. Этот придаток на самом деле является лишь узким задним концом тела и особенно длинный у *каудины*; а наблюдения за видом, обитающим у побережья штата Мэн, США, [\[511\]](#) показали, что хвост, подобно сифону моллюска, выступает из норы на поверхность, чтобы поддерживать дыхательный ток воды.

Порядок VI. Синаптида.

Holothuroidea с короткими двуперстными (*т.е.* перьевидными) щупальцами, снабженными только рудиментарными ампулами, и с хорошо развитыми стягивающими мышцами. Других подиумов нет; радиальные каналы отсутствуют у взрослого человека. Дыхательные пути отсутствуют, а поперечные мышцы смежных межлучевых промежутков непрерывны, образуя круговые мышцы. Отоцисты прикрепляются к нервному кольцу, как у *Elasipoda*.

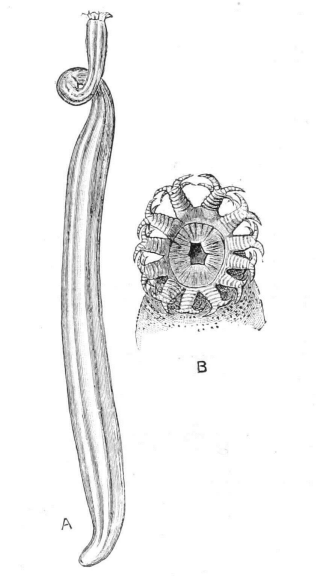
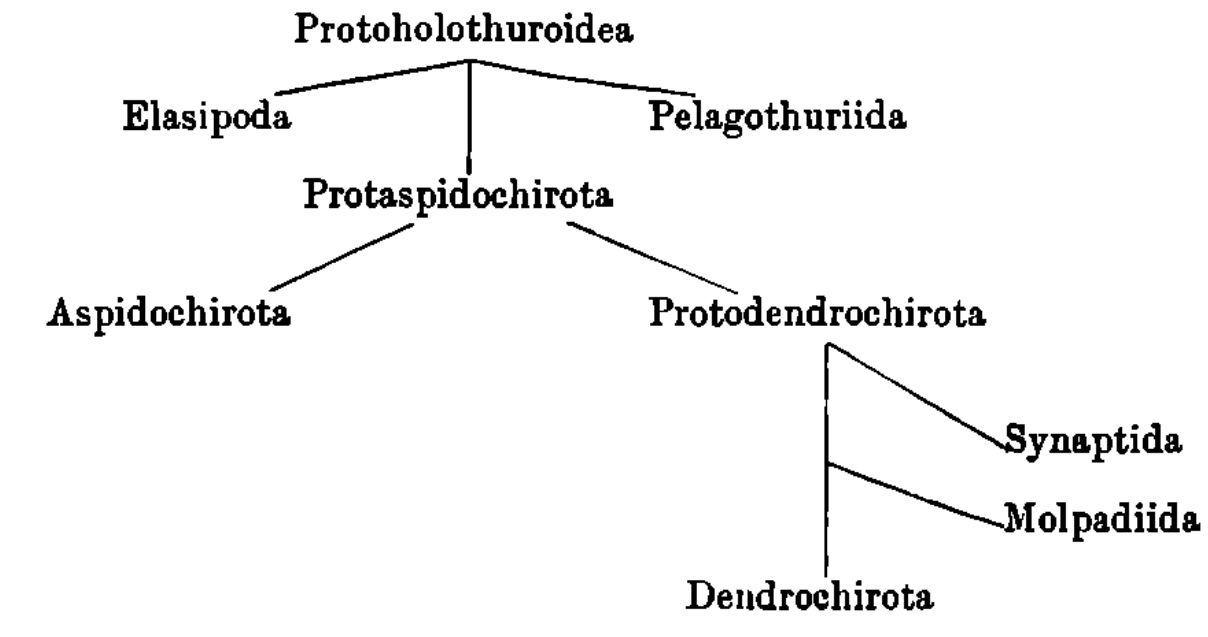


Рис. 263.—Дигитальная синапта. А, животное, рассматриваемое сбоку, $\times 7$; В, передний конец с вытянутыми щупальцами, $\times 2$.

Представители этого замечательного отряда, как и представители предыдущего, являются роющими; но хотя их щупальца крупнее, остальная часть их анатомии претерпела гораздо более глубокие изменения, чем у молпадиид. Потеря радиальных каналов, которые при Молпадииде должны практически не функционировать, не является большим шагом вперед, но изменение режима дыхания является большей модификацией. Дыхание, по-видимому, осуществляется путем диффузии через стенки тела, которые всегда сравнительно тонкие. Циркуляции жидкости в полости тела способствует ряд мерцательных чашечек на ножках, размещенных на брыжейках вблизи линии их введения в стенку тела. При рассмотрении *Asterioidea* указывалось, что концы трубчатых ножек являются единственными местами, где можно найти многочисленные волоски, и которые, следовательно, могут быть названы органами чувств. Это справедливо в целом для иглокожих. Теперь в синаптите, где трубчатые ножки утрачены, поверхность тела имеет разбросанные по ней маленькие органы чувств, состоящие из бугорков эктодермы с агрегацией клеток чувств. Их можно рассматривать как представляющие диски отсутствующих трубчатых ножек. Реснитчатые чашечки и рассеянные органы чувств невольно напоминают реснитчатые урны и органы чувств *Sipunculidae*, которые ведут сходный образ жизни; и, принимая во внимание общее поверхностное сходство во внешнем виде двух групп, эпиграмма почти оправдана, что "если бы синаптиды не были чрезвычайно осторожны, они превратились бы в *Gephyrea*".

Этот отряд представлен в британских водах тремя видами рода *Synapta*, которые примечательны тем, что в виде косточек обладают только своеобразными якорями, прикрепленными к анкерным пластинкам. Настоящий автор откопал самый распространенный вид (*S. inhaerens*) из его нор в песке во время отлива в Клайде. Эти животные, по-видимому, ищут свою пищу на поверхности; щупальца в форме перьев используются для захвата мелких водорослей и зоофитов, из которых, по-видимому, состоит пища. В случае захвата, *S. inhaerens* легко ампутирует заднюю часть тела, в то время как голова с щупальцами немедленно зарывается внутрь. Другие роды отряда (кроме *Anapta*) характеризуются наличием колес со спицами в качестве характерной косточки, о чем свидетельствуют названия *Trochodota*, *Trochoderma*, *Acanthotrochus*.

Единственные ископаемые останки *Holothuroidea* состоят из отдельных косточек - колесиков, решеток, якорей и т.д., — которые впервые появляются в известняках каменноугольного периода и практически ничего не говорят нам об эволюции группы. Из сравнения живущих семей друг с другом можно сделать определенные выводы. Аспидохировый щуп и способ его использования убедительно напоминают форму и функцию щечных трубочек-ножек *Spatangoidea*. Вероятно, можно с уверенностью предположить, что это примитивная форма, от которой произошли другие формы щупалец. Во-вторых, анальное дыхание и любопытный внутренний мадрепорит были развиты в корреляции друг с другом и не похожи ни на что другое, встречающееся у *Eleutherozoa*. Следовательно, мы можем с высокой вероятностью предположить, что это протохолотиroidная порода с щитовидными щупальцами, но без дыхательных стволов и с внешним мадрепоритом. Из этого потомства *Elasipoda* развились путем миграции в более глубокие воды, в то время как *Pelagothuriida* произошли от того же корня, начав плавать; *Aspidochirota* составляют основную линию. Дендрохироты были выведены из подвоя с дыхательными деревьями и внутренним мадрепоритом - одним словом, из *Aspidochirota*. От них синаптиды и молпадииды развились как ответвления в разные периоды, перейдя к роющему образу жизни. Эти взаимосвязи показаны на следующей диаграмме:—



ГЛАВА XX

ИГЛОКОЖИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): PELMATOZOA—CRINOIDEA = МОРСКИЕ ЛИЛИИ—THECOIDEA—CARPOIDEA—CYSTOIDEA—BLASTOIDEA

ПОДСЕМЕЙСТВО II. PELMATOZOA

The Пельментозои отличаются от элеутерозои в нескольких важных отношениях. Они фиксируются (по крайней мере, на молодой стадии) в центре аборальной поверхности, и эта часть тела обычно принимает форму ножки, поддерживаемой определенным рядом косточек, так что мы можем отличить "чашечку" — основную часть тела - от "ножки". Кроме того, подиум и амбулакральные бороздки, по-видимому, всегда покрыты мощными ресничками, которые используются для создания тока, который подносит мелкие организмы ко рту. Подии никогда не являются двигательными по своей функции; их использование аналогично использованию щупалец на лофофоре Polyzoa и Brachiopoda.

Живых пельментозоев очень мало по сравнению с вымершими формами. Справедливо можно сказать, что эта группа почти вымерла; действительно, из ее пяти классов только один, и то наиболее высокоспециализированный, сохранился до наших дней. Итак, мы уже видели, что в случае Eleutherozoa, если бы были приняты во внимание типы ископаемых-захватчиков, определение классов было бы затруднительным, так что не стоит удивляться, что классы Pelmatozoa также несколько сложны для определения; и следует добавить, что эта трудность обусловлена не только тем фактом, что иногда встречаются промежуточные типы, но и нашим незнанием функций многих структур, обнаруженных у типов ископаемых, к предположениям относительно которых следует относиться с осторожностью. Принимая во внимание, таким образом, предварительный характер классификации, мы можем поставить диагнозы основных подразделений следующим образом:—

Класс I. CRINOIDEA. —Пелматозоиды, обычно имеющие хорошо выраженную ножку; чашечку, состоящую из аборального "налета" из двух или трех кругов пластинок и гибкого "тегмена", или ротовой поверхности с маленькими пластинками или без них; радиальные каналы, поддерживаемые длинными разветвленными плечами, которые развиваются как прямые продолжения самого верхнего круга пластинок в налете.

Класс II. THECOIDEA (Jaekel) = EDRIOASTEROIDEA (Купальщица).—Пельматозоиды без ножки, прикрепленные к субстрату всей аборальной поверхностью. Радиальные каналы проходят по поверхности рта в виде канавок, которые закрыты специально модифицированными пластинами; но никаких ответвлений нет.

Класс III. КАРПООБРАЗНЫЕ (Jaekel).—Пельментозоиды с хорошо развитой ножкой. Радиальные каналы и их ответвления лишены скелета и либо вообще не вносят изменений в скелет чашечки, либо в лучшем случае поддерживаются короткими роговидными выростами некоторых ее пластинок.

Класс IV. CYSTOIDEA. —Пелматозоиды, которые обычно обладают хорошо развитой ножкой, мешковидной чашечкой, суженной у устья и покрытой пластинками, некоторые из которых пронизаны пораами или щелями; радиальные каналы, хотя они могут частично проходить по поверхности в виде борозд, имеют концевые части, поддерживаемые свободными неразветвленными плечиками ("пальцами").

Класс V. BLASTOIDEA.—Пелматозоиды, снабженные хорошо развитой ножкой и яйцевидной чашечкой, похожей на почку. От устья радиальные каналы проходят назад по чашечке, как у Echinoidea, но они дают начало многочисленным боковым ветвям, которые поддерживаются свободными неразветвленными плечами ("пальцами"). Особые органы дыхания расположены на междиальных участках в виде параллельных складок, называемых "гидроспиралями".

КЛАСС I. CRINOIDEA

Это единственный класс, у которого есть живые представители. Существует двенадцать современных родов, из которых восемь сохраняют стебель на протяжении всей жизни; остальные четыре теряют его, когда становятся взрослыми, сохраняя только обрубок, называемый "центрально-спинным", покрытый фиксирующими органами ("усиками"). Черешковые формы обитают на значительных глубинах и могут быть добыты только глубокими выемками грунта, тогда как многие из бесчерешковых форм сравнительно распространены. В качестве вида для специального описания мы выберем обыкновенную пернатую звездочку, *Antedon rosacea (bifida)*, которую можно выловить на глубине десяти морских саженей у юго-западного побережья Англии.

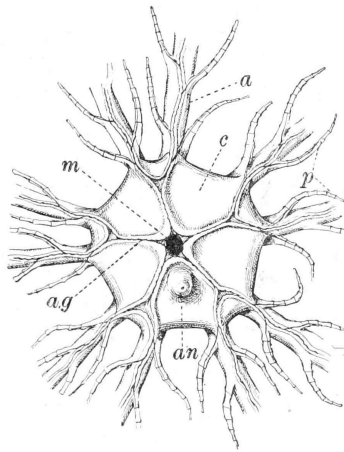


Рис. 264.— Вид *розацеа* до появления розацеа орально. $\times 3$. *a*, рука; *a.g.*, амбулакральная борозда; *an*, задний проход; *c*, чашечка; *m*, рот; *p*, сосочки.

Растение состоит из маленькой приплюснутой чашечки, от которой расходятся десять длинных изящных веточек, каждая из которых окаймлена двойным рядом коротких ответвлений, называемых "перистыми". В центре аборальной поверхности видна центрально-спинная пластинка (рис. 265, *c*), шишковидный обрубок отломанного стебля, покрытый небольшими хлыстообразными выростами, называемыми "усиками", с помощью которых животное прикреплено к субстрату (рис. 265, *cir*). Когда *Анмедон* потревожен, он ослабляет хватку и плывет грациозными мышечными движениями рук. Они расположены пятью парами, и соответствующие члены (правый и левый) всех пар сгибаются и расслабляются вместе. При остановке животное снова прикрепляется с помощью усиков. Они состоят из цилиндрических косточек, соединенных друг с другом мышцами, и, таким образом, могут действовать как эффективные хватательные органы. В центре ротовой поверхности, которая называется "тегмен", мягкая, эластичная и без видимых кальцинатов, расположен рот, окруженный пятью короткими треугольными створками, называемыми "ротовыми клапанами". В промежутках между этими клапанами от устья отходят канавки, которые раздваиваются в местах начала каждой пары рычагов и продолжаются по их поверхностям. Эти бороздки соответствуют амбулакральным бороздкам *Asteroidea* и эпиневральным каналам других классов элеутерозоидов. С каждой стороны каждой бороздки находится ряд подиумов в виде тонких пальцеобразных отростков, которые служат только для дыхания и для создания тока воды, их поверхности, как и поверхности бороздок между ними, покрыты мощными ресничками. Задний проход находится на конце небольшого бугорка, называемого анальным сосочком, расположенного в одном из междолевых промежутков (рис. 264, *an*).

Как и у *Ophiuroidea*, клетки эктодермы исчезли по всей поверхности тела, за исключением бороздок и подиума, единственным следом их прежнего существования является кутикула с приросшими ядрами. Педицеллярии неизвестны у всех *Pelmatozoa*; а шипы были описаны только у одного ископаемого вида криноидов. Под кутикулой находится дерма, имеющая состав, описанный в случае с *Астериасом Рубенсом*; это на аборальной стороне чашечки приводит к образованию "налета", состоящего из пластинок, частично подвижных друг на друге, частично неподвижно сросшихся вместе. Те, что видны снаружи, - это (1) центрально-дорсальная косточка, от которой отходят усики; (2) пять столбиков косточек, называемых радиалами (рис. 266, R^1 , R^2 , R^3); каждый столбик состоит из трех радиалов, простирающихся от центрально-спинного отдела к началу пары плеч. Самый верхний радиус в каждой

колонне имеет две грани для сочленения этих рычагов. Каждая рука поддерживается рядом "плечевых косточек" (*Br*).

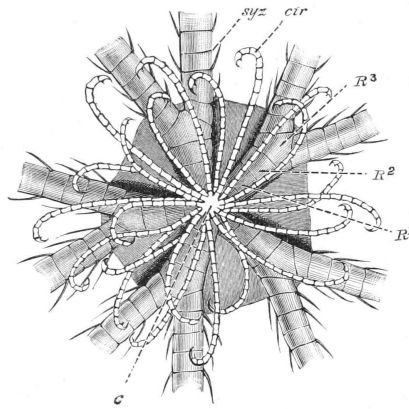


Рис. 265.—Вид предшествующих розовых угрей с аборальной поверхности, $\times 4$. *c*, центрально-дорсальный; *cir*, перистый; R^1 , R^2 , R^3 , три радиальные пластинки одного столбика; *syz*, сизигия.

Как по количеству амбулакральных борозд, так и по столбцам радиалов очевидно, что *Antedon* имеет только пять радиусов, и каждую пару плеч следует рассматривать как возникшую в результате раздвоения примитивной руки. Это подтверждается изучением развития, и далее может быть показано, что плечи многократно разветвляются; но при этих дальнейших разветвлениях одна развилка остается короткой и образует вершинку, в то время как другая продолжает плечо. Таким образом, рычаг, вместо того чтобы быть единственной осью, на самом деле представляет собой серию осей — одним словом, это "симподиум".

Если бы в случае какой-либо бифуркации две вилки развивались одинаково, количество рукавов в этом луче удвоилось бы, и это фактически происходит в случае других видов *Antedon*.

Пищеварительная система.—Рот проходит через короткий вертикальный пищевод в увеличенный желудок, который лежит горизонтально, изогнутый вокруг оси чашечки. За желудком следует короткий кишечник, который ведет в анальный сосочек. И пищевод, и желудок покрыты ресничками, и пища состоит из мельчайших организмов, попадающих в рот течением, создаваемым ресничками, покрывающими амбулакральные бороздки и подиумы; десять рук действительно можно сравнить с сетью, раскинутой в воде для ловли плавающей добычи.

The **Водно-сосудистая система** состоит из кольца, плотно окружающего рот, от которого отходят радиальные каналы, которые лежат под амбулакральными бороздками и разветвляются вместе с ними. Подиумы не имеют ампул, но мышечные тяжи пересекают полости радиальных каналов и кольцевого канала, и подиумы могут вытеснять воду, которая, таким образом, расширяется. Многочисленные каменные каналы свисают с кольцевого канала и свободно открываются в целомудрие; они не заканчиваются, как у *Holothuroidea* (где наблюдается такое же расположение), решетчатыми мадрепоритами. Тегмен, то есть брюшная поверхность чашечки, пронизана рядом изолированных пор, выстланных реснитчатыми клетками, которые всасывают воду. У древнейших пельматозоидов, по-видимому, был обычный мадрепорит. У личинки *Antedon* имеется всего один поровой канал, который, как и у большинства элеутерозоидов, ведет в особую секцию

целома, "аксиальный синус", встроенный в стенку тела, с которым также сообщается единственный канал для косточек; но позже разделение между аксиальным синусом и остальной частью целома разрушается, и тогда поровые каналы и каналы для косточек размножаются независимо друг от друга (рис. 266, *м.п.*, *п.с.* , и *ст.с*).

Нервная система. У молодых черешковых нервная система, как и у других иглокожих, состоит из кольца вокруг рта, от которого отходят радиальные тяжи, проходящие под амбулакральными бороздками (рис. 266, *nerv.rad.v*).

Волокна этой нервной системы находятся, как и у *Asteroidea*, непосредственно под основаниями клеток эктодермы. Большая полоса волокон отводится к каждому подиуму, который покрыт мелкими выступами, каждый с заостренными чувствительными волосками в центре. По мере роста животного появляется другая нервная система, которая развивается из целомической стенки, клетки определенных путей которой размножаются и отпочковываются от ганглиозных клеток, из которых вырастают волокна.

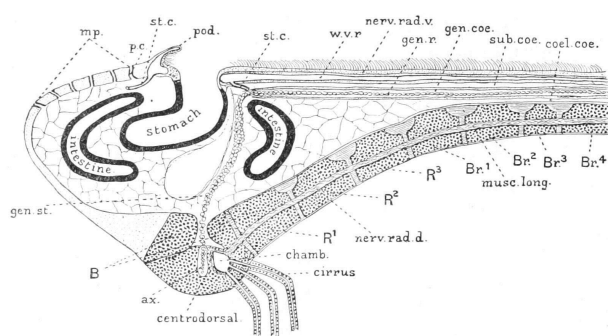


Рис. 266.— Схематический продольный разрез через одно плечо и противоположный интеррадиус *Антедона*. *ax.* Центральный канал центрально-дорсального отдела с продолжением генитального столона; *B*, розетка, состоящая из сросшихся базалей; *Br¹, Br², Br³, Br⁴*, the first four brachial ossicles; *chamb.* chambered organ; *coel.coe.* coelomic canal of arm; *gen.coe gen.r.* генитальный радикулит; *gen.st.* генитальный столон; *m.p.* межпозвоночные поры; *musc.long.* продольная мышца; *nerv.rad.d.* спинной лучевой нерв; *nerv.rad.v.* вентральный лучевой нерв; *p.c.* канал пор; *стручок*, подиум; *R¹-R³*, 1-3-я лучевая артерия; *st.c.* канал камня; *sub.coe.* подщупальцевый канал руки; *шина*, лучевой водный сосуд.

Эта "аборальная нервная система", как ее еще называют, имеет свой центр в "камерном органе" (рис. 266, *чемб*), который встроен в центрально-дорсальную косточку и покрыт пластинкой, называемой "розеткой". Это представляет собой пять сросшихся "базальных пластинок", кольцо пластинок, которые в других формах чередуются с самыми нижними радиальными пластинками и находятся между ними и центрально-дорсальной. Камерный орган состоит из кольца из пяти пузырьков, которые возникли как мешочки аборальной целома (рис. 266, *чемб*). На стенках этих пузырьков образуется нервное вещество; от них отходят пять больших тяжей, глубоко погруженных в пластинки налета. Эти тяжи быстро разветвляются, и по одному делению каждой из двух соседних тяжей входит в нижнюю лучевую. В третьей лучевой все тяжи соединены спайкой, которая проходит полностью вокруг чашечки. Каждый из шнуров в третьем радиальном направлении снова разветвляется, и одна ветвь каждого шнура входит в каждый из двух соединенных с ним рукавов, и две ветви, входящие в плечо, сливаются, образуя единый шнур. В дужках, как и в чашечке, тяжи глубоко погружены в косточки, но ответвления простираются до вентральной поверхности дужек и здесь соединяются, образуя два продольных тяжа, по одному с каждой стороны бороздки. У тегменов эти тяжи соединены наружным нервным

кольцом, ответвления от которого присоединяются к уже описанному эктодермальному нервному кольцу.

Исследования сначала У. Б. Карпентера^[512], а затем Маршалла^[513] доказали, что именно аборальная нервная система действительно управляет движениями животного. Если орган с камерой разрушен прижиганием, все движения животного парализованы; но оно будет выполнять свои характерные плавательные движения точно так же хорошо, если оторвать весь тегмен с амбулакральным нервным кольцом и весь пищеварительный канал. Спайка в третьей лучевой кости координирует движения рук. Если ее разрезать, они движутся независимо друг от друга. Постепенно приобретает положение лучевых тяжей внутри косточек. Сначала они представляют собой желобообразные выросты целома; при разрастании их боковых сторон желоба превращаются в каналы, а затем окружаются кальцинированной тканью. У каждого из перистальтиков есть проходящий через них шнурок, который берет начало от органа с камерой.

Целомудрие.—У молодой черешковой формы целома состоит из водно-сосудистой системы ("гидроцелома") и лежащей в ее основе ротовой целома, отделенной от аборальной целома горизонтальной брыжейкой. По мере роста животного эта горизонтальная брыжейка в значительной степени рассасывается, и целома повсюду пронизана клеточными тяжами (трабекулами), которые позже кальцифицируются.

Как оральный, так и аборальный целом, подобно гидроцелому, изгибаются в кольца, и вдоль оси аборального целома развивается шнурок из зародышевых клеток, который образует "генитальный столон". Камерный орган развивается из аборального целома, и в центре его пяти камер находится срединный карман, переходящий в центрально-спинной, сбоку от которого находится продолжение генитального столона. В плечах сохраняется брыжейка, разделяющая отростки оральной и аборальной целома; оральный отросток состоит из двух параллельных каналов, называемых "субентакулярными" (рис. 267, *s.c.*), в то время как аборальное пространство называется "целиальным" каналом (рис. 267, *s.c.*). На кончике перистальтики, то есть на конце разветвления руки, целиакальный и подзубковый каналы сообщаются. Поскольку участки слизистой оболочки обоих каналов покрыты реснитками, таким образом поддерживается циркуляция целомической жидкости. **Генитальный столон** переходит на уровне остатка горизонтальной брыжейки в диске в круглую генитальную шейку, откуда тяжи спускаются по плечам в ткани, разделяющей подзубный и целиакальный каналы (рис. 267, *рисунк*). Каждый канатик содержится в особой трубке, "генитальном канале", который, вероятно, развит так же, как аборальный синус элеутерозоидов, *т.е.* как особый защищающий вырост целома (рис. 267, *рис.*). В верхушечной части рахис переходит в детородный орган, из которого, когда орган становится зрелым, развивается короткий проток. Яйца крупные (3 мм в диаметре) и в течение значительного периода своего развития прикрепляются к перистальтикам.

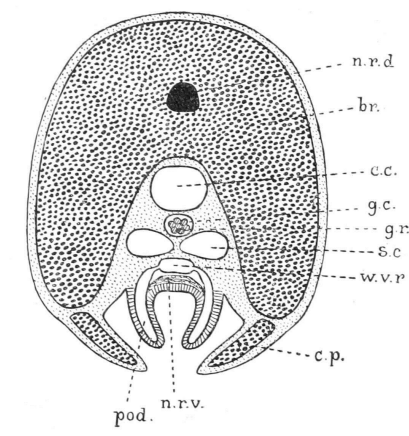


Рис. 267.—Схематический поперечный разрез плеча *Antedon*. Чтобы сравнить его с участком офиуроидной руки, он вывернут из своего естественного положения. *br.*, плечевая косточка; *c.c.*, целиакальный канал; *c.p.*, покрывающая пластинка; *g.c.*, генитальный канал; *g.r.*, генитальный радикулит; *n.r.d.*, спинной нервный канатик; *n.r.v.*, вентральный нервный канатик; *стручок*, подиум; *s.c.*, подзубный канал; *шток*, радиальный водный канал. сосуд.

The **Мышцы** *Антедона* бывают двух видов. Клетки водно-сосудистой системы представляют собой, как и у элеутерозоидов, базальные выросты клеток, образующих стенки системы. Мышцы, приводящие в движение суставы рук, по-видимому, являются модификациями клеток соединительной ткани. Когда плечевые кости изолированы, их конечные поверхности, поразительно длинные, напоминают поверхности офиуроидных позвонков. Имеется вентральная канавка для целомического канала. Над этой канавкой лицо разделено гребнями на четыре области для прикрепления мышц. Дорсально от этого находится ямка для прочной связки, которая связывает косточки вместе; затем идет канал для аборального нервного канатика, в то время как дорсально от этого находится ямка для так называемой "дорсальной эластичной связки". Теория, лежащая в основе этого названия, заключается в том, что мышцы сгибают руки вентрально, а связка благодаря своей эластичности возвращает их на место; но, по-видимому, есть основания полагать, что "связка" на самом деле является спинной мышцей. Особенно следует отметить, что аналогичные мышцы расположены между первой и второй лучевыми мышцами, доказывая, что основная рука действительно начинается с первой лучевой. Вторая и третья лучевые кости, а также первые две косточки и некоторые другие на каждом плече, тесно соединены кальцинированными волокнами, и такой вид соединения называется "сизигией" (рис. 265, *syz*). У усаых все косточки соединены мышечным креплением, и они могут быстро двигаться.

The **Кровеносная система** (см. стр. [449-451](#)) образует кольцо, состоящее из сети нитей вокруг пищевода. Это называется "губным сплетением". От него можно проследить тяжи к стенке желудка и к поверхности пологого столона. Утверждение о том, что радиальные нити проходят между эктодермальным нервным канатиком и радиальным водно-сосудистым каналом, хотя и обычно образуются, не представляется обоснованным, поскольку то, что называется сосудом, по-видимому, представляет собой щель, образованную в результате усадки при консервации.

Процесс дыхания, несомненно, в значительной степени осуществляется подией, но ему должно способствовать постоянное поступление свежей морской воды через поровые каналы. Процесс **экскреции** непосредственно не наблюдался у *предшественников*, но структуры, называемые "мешочками", могут быть связаны с этой функцией. Это

сферические скопления амебоцитов, встроенные в тегмен. При жизни они бесцветны, но после смерти приобретают окраску, показывая, что они выделяют особое соединение. Этих мешочков на диске предостаточно, и по одному их ряду можно найти по обе стороны от амбулакральной бороздки на плечах. Когда, как у тропических видов, желобок поддерживается боковыми пластинками, на них делаются надрезы для размещения мешочков.

Переходя теперь к обзору группы Crinoidea в целом, недостаток места вынуждает нас сосредоточить наше внимание главным образом на живых формах. Они различаются между собой главным образом по следующим пунктам: (1) состояние ножки; (2) строение чашечки; (3) то, что тесно связано с этим, способ разветвления ветвей; и (4) длина пищеварительного канала.

Состояние стебля.— У *Antedon* и большинства его союзников это представлено центрально-спинным обрубком, но у *Actinometra* он становится плоской пластинкой, а у некоторых видов в старости все перистые волоски опадают. У *Uintacrinus* и сумчатых (ископаемые роды) нет следов перистого перца. У *Pentacrinidae* есть длинный стебель, пятиугольный в поперечном сечении, на котором чередующиеся косточки несут завитки перьев; у *Rhizocrinidae* стебель состоит из сжатых косточек, эллиптических в сечении, несущих перья только на верхушке корня, в то время как у *Hyocrinus* стебель состоит из цилиндрических косточек, перья, по-видимому, отсутствуют. Наконец, у *Holopus* стебель представлен некальцинированным кожистым выростом из чашечки.

Скелет чашечки и руки.—У ныне живущих Crinoidea, за сомнительными исключениями *Holopus* и *Hyocrinus*, чашечка, как предполагается, первоначально состояла из четырех завитков пластинок, а именно. "инфрабазальные", "базальные", "радиальные" и "оральные", последние из которых образуют скелет ротовых клапанов вокруг рта. В двух названных исключениях нет определенных доказательств существования инфрабазальных зон. У живых форм инфрабазальные отростки срастаются с самым верхним сочленением стебля; прикорневые отростки остаются крупными и заметными, хотя у *Rhizocrinidae*, *Atelecrinus* и *Thaumatocrinus* они срослись в кольцо, в то время как у *Pentacrinidae* это кольцо почти, а у *Antedon* и его союзников полностью скрыто, если смотреть на чашечку снаружи. У *Hyocrinus* базальные кости представлены тремя косточками. Нижние радиалы являются важным элементом патины в любом случае, но верхние радиалы, зарождающиеся части плеч, могут быть встроены в чашечку (*Pentacrinus*, *Antedon*) или могут быть свободными (*Rhizocrinidae* и *Hyocrinus*); у *Metacrinus* в каждом столбике от пяти до восьми радиалов, все встроенные.

Ротовые пластинки очень большие у *Hyocrinus*, *Holopus* и *Thaumatocrinus*, маленькие у *Rhizocrinus*, рудиментарные или отсутствуют у *Bathycrinus* и полностью поглощены у *Antedon*. В дополнение к этим основным элементам, у многих видов развиты небольшие вспомогательные пластинки (a) по бокам амбулакральной бороздки, над которыми они могут закрываться (многие виды *Antedon*, *Hyocrinus*, *Holopus*, *Rhizocrinidae*, некоторые виды *Pentacrinidae*); это "покрывающие пластинки", которые по функции соответствуют адамбулакрам *Asteroidea*; (b) поддерживают бока бороздки и соответствуют адамбулакрам *Asteroidea*; [\[514\]](#) это "боковые пластины", и покрывающие пластины сочленяются с ними; (c) на поверхности тегмена; это межрадиальные пластины, которые только у *Thaumatocrinus* среди современных форм, но у многих ископаемых форм продолжают в патину, где они отделяют радиальные пластины.

Способ разветвления рук.—У всех современных криноидов есть пиннулы, и это, как уже было объяснено, связано с подавленной дихотомией. Степень подавления определяет количество рук, которое варьируется в пределах одного и того же рода.

Пищеварительный канал.У *подъязычной кости* нет расширения, которое можно было бы назвать желудком; у *актинометры* устье эксцентрично, а анальный сосочек занимает центр темени. Кишечник удлиннен и делает несколько витков вокруг сосочка, прежде чем упереться в задний проход.

The **Классификация** Crinoidea не может быть должным образом рассмотрена без учета ископаемых форм, но сделать это вообще адекватно невозможно из-за ограниченности пространства. Можно испытывать меньше сожалений, потому что три специалиста в этой области, а именно. Бэтэр в Англии, Спрингер в Америке и Джекель в Германии, приходят к принципиально разным выводам по этому вопросу. Если мы ограничим наше внимание живыми формами, мы можем, вместе с П. Х. Карпентером,^[515] выбрать стебель в качестве основы классификации. Поскольку способ добывания пищи во всех случаях одинаков, Crinoidea, вероятно, разделились по способу прикрепления к субстрату. Эти семейства — ввиду большого разнообразия окаменелостей невозможно присвоить им название отрядов — следующие:

Семейство 1. Hyocrinidae.—Ножка длинная и стойкая; усики отсутствуют; косточки ножки цилиндрические — связки, объединяющие их, не специализированные. Плечи (пять) короткие, но с чрезвычайно длинными перистальтиками. Налет состоит из длинных открытых прикорневых отростков и кольца из пяти лопатообразных радиалов. Пять крупных стойких ротовых отростков. Присутствуют межрадиальные и покрывающие пластины. Один вид (*Hyocrinus bethellianus*, рис. 268, 269) выловлен в Южной части Тихого океана.

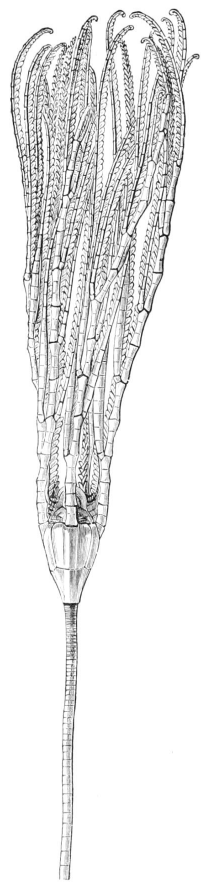


Рис. 268.—*Hyocrinus bethellianus*. $\times 2$. (От Уивилла Томсона.)

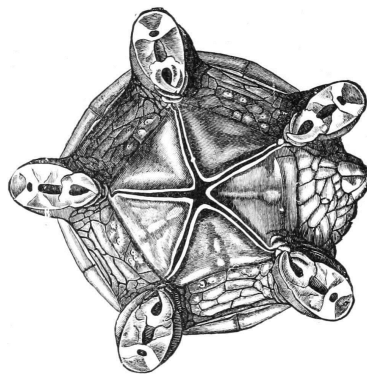


Рис. 269. Тегмен *Hyocrinus*, вид сверху после удаления рук, $\times 8$. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 2. Rhizocrinidae.—Стебель длинный и стойкий; усики ограничены несколькими вблизи корня или заменены укореняющимися ветвями стебля. Ножки-косточки тонкие и пятиугольные на вершине, но к низу сжатые, эллиптические в сечении и соединенные двумя связками, разделенными поперечным гребнем для сочленения. Патина, состоящая из открытых базальных отростков и кольца из пяти коротких радиалов. Оральные органы большие или рудиментарные. Присутствуют покровные пластинки и межлучевые отростки. Два рода, оба из больших глубин Атлантики — *Rhizocrinus* (рис. 270), с пятью ветвями и хорошо развитыми ротовыми железами (прикрепление ветвящимися корневыми усиками); и *Bathocrinus*, с десятью ветвями и рудиментарными ротовыми железами; прикрепление корнеподобными ветвями стебля (это, по сути, то же самое, что корневые усики).

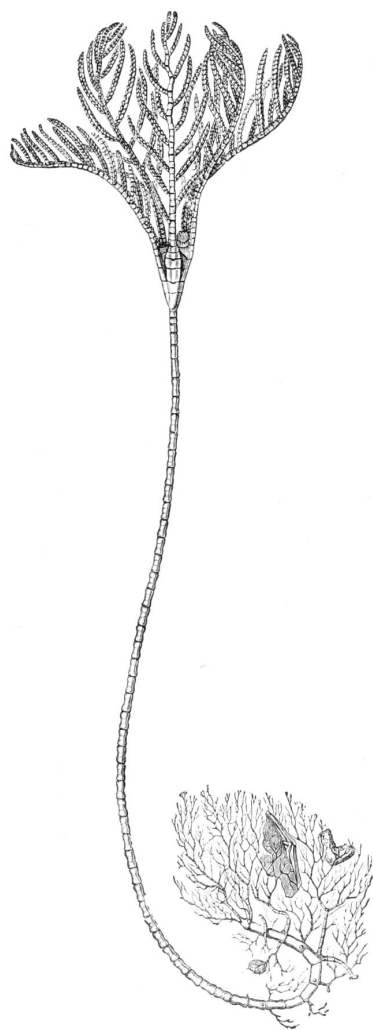


Рис. 270.—*Rhizocrinus lofotensis*. $\times 1\frac{1}{2}$. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 3. Pentacrinidae. Ножка, состоящая из пятиугольных в сечении косточек, соединенных попарно сизигией, причем верхняя из каждой пары имеет завиток перистых волокон и соединена пятью пучками волокон лепестковидного сечения, а нижняя из пары находится над ней. Нет процессов укоренения. Налет почти полностью состоит из столбиков радиалов, базальные почти или полностью скрыты. Оральные органы отсутствуют, но боковые пластинки в амбулакральных бороздках. Два последних рода, *Pentacrinus* (*Isocrinus*), с тремя радиалами в каждом столбике; *Metacrinus*, с пятью-восемью радиалами в столбике, но третий радиальный имеет верхушку. *Pentacrinus* встречается как в Карибском море, так и в Тихом океане; *Metacrinus* - в Тихом океане. Похоже, что пентакриниды в молодом возрасте прикрепляются ножной пластинкой на верхушке стебля; но во взрослом возрасте стебель переламывается надвое, и животные, подобно *антедону*, плавают движениями рук, волоча за собой большую часть стебля, с помощью чего они осуществляют временное прикрепление. Как и у других черешковых форм, полости камерного органа продолжаются в каналы, пересекающие стебель; но у этого семейства есть особенность, заключающаяся в том, что повторение камерного органа встречается напротив каждого завитка перистых волосков.

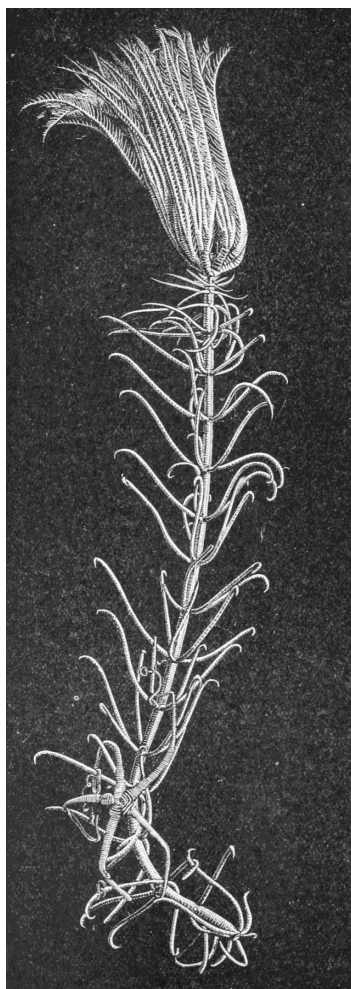


Рис. 271.—*Pentacrinus asteria*. $\times \frac{1}{4}$. (От Уивилла Томсона.)

Семейство 4. Holopodidae. Ножка представлена кожистым некальцифицированным выростом из основания чашечки; один круг из радиалов, неразличимо сросшихся с базальями и друг с другом, образуя стенки чашечки. Большие ротовые пластинки, десять коротких рук. Один род, *Holopus*, обитает на мелководье в Карибском море.

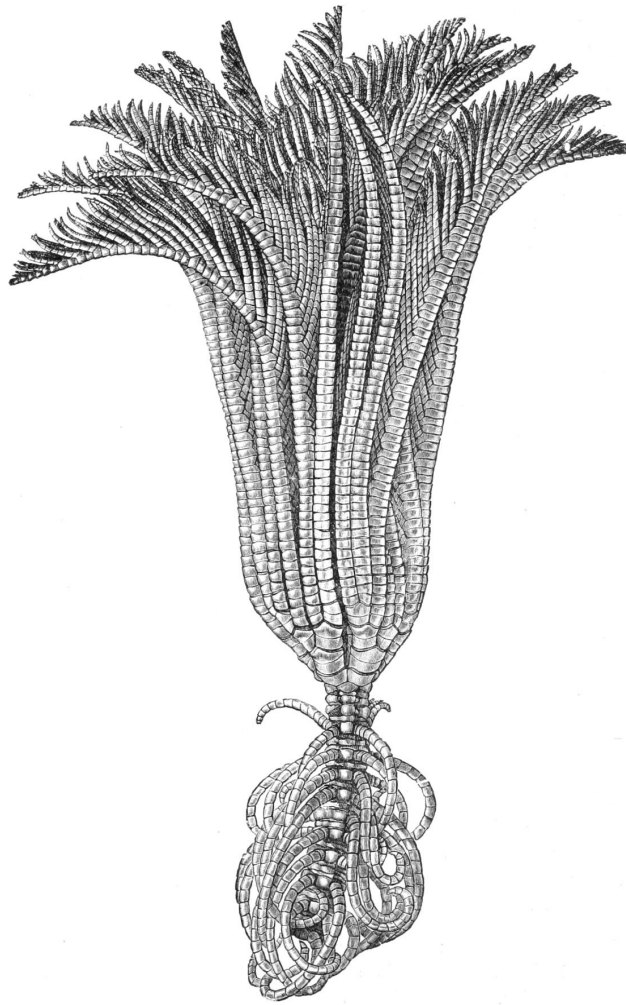


Рис. 272.— Плечи и часть стебля *Pentacrinus maclearanus*, слегка увеличенные. У этого вида видны прикорневые кости. (Из Уивилла Томсона.)

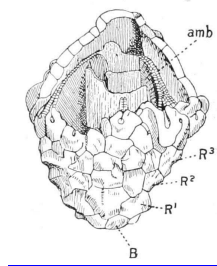


Рис. 273.— Чашечка *Actinocrinus*, одной из камерат, приоткрыта, чтобы показать структуру. *amb*, Амбулакральная борозда, заключенная в покрывающие пластины; *B*, базальная; *R¹*, *R²*, *R³*, три радиальных отростка колонны. (В честь Циттеля.)

Семейство 5. Коматозные.—Стебель у взрослой особи отламывается, остается только пенек, центрально-спинной, покрытый перистыми волосками. Шесть родов. *Антедон* (= *Comatula*) уже был описан; многие тропические виды имеют многочисленные руки и часто боковые и покровные пластинки. *Actinometra* отличается своим эксцентрическим ртом и тем фактом, что центральная часть спины плоская и имеет завитки только по краям; *Atelecrinus* имеет центральную часть спины в форме желудка, а прикорневые кости видны снаружи; *Eudiocrinus* отличается от *Antedon* только пятью плечами; *Promachocrinus* - замечательная форма, имеющая десять радиусов (это уникальная особенность Crinoidea); наконец, *Thaumatocrinus* имеет видимые снаружи прикорневые кости, большие стойкие

оральные и межрадиальные пластинки, а также, кроме того, короткий свободный отросток из нескольких пластинок на анальной межрадиальной области. *Antedon* и *Actinometra* распространены почти по всему миру. Шесть видов первого были зарегистрированы в британских водах, из которых наиболее распространенным является *Antedon rosacea*; четыре других отличаются более длинными перистыми волосками и, по-видимому, плохо очерчены; но *A. eschrichtii*, северная форма, крупнее и отличается длинными проксимальными перистальтиками. Другие роды редки и обитают на большой глубине.

Когда мы обращаемся к исследованию **ископаемых Crinoidea**, мы сталкиваемся с ошеломляющим разнообразием форм, начиная с нижнего кембрия и заканчивая нашими днями. Как уже упоминалось, среди экспертов нет единого мнения относительно того, как их следует классифицировать. Бэтхер ставит основное расщепление в зависимости от наличия двух витков пластинок в основании (рис. 274) или только одного витка. Эти два подразделения он называет Дициклическими и Моноциклическими соответственно. Он признает, что у многих форм, родственных *Discycla*, инфрабазальные исчезли; их он называет "псевдомоноциклическими" формами, и считает, что способен отличить их от настоящих *Monocycla*.

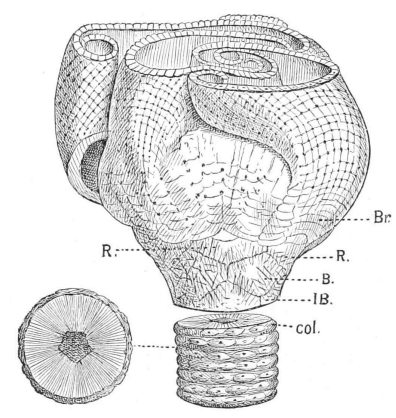


Рис. 274.—*Crotalocrinus pulcher*. × 1. B, базальный; Br, веер примыкающих ветвей; col, косточка стебля; IB, инфрабазальный; R, радиальный. (После Циттеля.)

Настоящий автор совершенно не в состоянии поверить, что Crinoidea разделились на две группы по незначительному признаку меристической изменчивости, сравнимому с различным количеством рядов пластинок в межрадиальных областях более старых Echinoidea; и он в равной степени скептически относится к обоснованности разделения Джекемем группы на CLADOCRINOIDEA и PENTACRINOIDEA, что приводит к мнению, что органы, подобные перистальтикам, представляют собой совершенно разные структуры в разных группах. Вахсмут и Спрингер принимают за основу классификации степень, в которой дужки и их ответвления встроены в диск, и выделяют три основных подразделения: INADUNATA, у которой дужки полностью свободны от чашечки; ARTICULATA, у которой дужки частично встроены, но тегмен остается гибким; и, наконец, CAMERATA, у которой дужки и их первые ответвления в значительной степени встроены в чашечку; тегмен превращается в жесткий купол, и амбулакральные бороздки на нем закрываются, как и рот, за счет место соединения общих складок; оставшиеся бороздки, конечно, открываются в дистальных частях дужек (рис. 273). Эта классификация, основанная на физиологических факторах, представляется настоящему автору более удовлетворительной. Говоря в целом, моментами, по которым ископаемые криноиды могут отличаться от ныне живущих родов, являются: (1) полное

отсутствие или нерегулярный характер разветвлений на плечах, так что можно сказать, что пиннулы отсутствуют; (2) закрытие амбулакральных борозд и рта, о которых уже упоминалось, и (3) слипание плеч на одном луче с образованием сетчатых структур (*Crotalocrinus*, рис. 274) или веерообразной структуры (*Petalocrinus*); (4) частое присутствие зубцов. два ряда плечевых костей на одной руке (бисериальное строение); (5) развитие огромной анальной трубки, настолько большой, что в крайних случаях (*эвкалиптокринус*) дужки могут находиться в ее углублениях.

КЛАСС II. ТЕКОИДЕЯ (EDRIOASTEROIDEA, КУПАЛЬЩИЦА)

Эти замечательные пельментозои являются самыми примитивными из известных. У них мешковидные, иногда подушкообразные или даже дискообразные тела, покрытые многочисленными неправильной формы пластинками без какой-либо симметрии в их расположении. Стержня нет, но когда они фиксируются, это достигается за счет срастания аборального полюса. Рукавов нет, но на верхней поверхности виден отпечаток пяти амбулакральных борозд, расходящихся от центрального рта. Эти бороздки окаймлены покрывающими пластинками, которые в самой ранней форме (*Stromacystis*) рассматриваются как небольшие модификации пластинок, покрывающих верхнюю поверхность тела, но в более поздних родах (рис. 275, *Thecocystis*) становятся специализированными. Задний проход расположен сбоку, как и мадрепорит. Было высказано предположение, что элеутерозои произошли от этой группы; что особи иногда переворачивались волнами или течениями и таким образом были вынуждены использовать свои подиумы для передвижения. Однако, когда элеутерозои имеют фиксированную стадию в своем развитии, они фиксируются ротовой, а не аборальной поверхностью и, следовательно, не могут иметь близкого родства к Thecoidea. Коидеи начинаются в среднем кембрии, но, согласно впечатлениям Джекеля, в Нижнем кембрии, отнесенные к медузам, могут быть слепки этой группы.

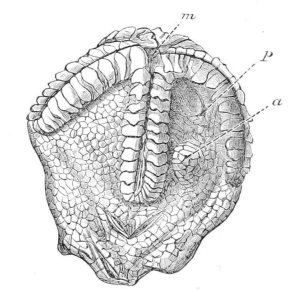


Рис. 275.—*Thecocystis saeculus*. × 6. a. Задний проход; m, рот; p, мадрепорит(?) (В честь Джекеля.)

КЛАСС III. КАРПООБРАЗНЫЕ

Пелматозоиды с хорошо развитым стержнем; тело двусторонне сжато; по-видимому, развиты только два луча. На них указывают только бороздки, расходящиеся от устья; но в некоторых случаях небольшие роговидные выросты некоторых пластинок чашечки могут поддерживать продолжения бороздок.

Эта группа, которая, как и предыдущая, берет начало в кембрии, возможно, более примитивна, чем текоидные, поскольку демонстрирует меньшее влияние водно-сосудистой системы на скелет; но при наличии дифференцированного ствола и развитии всего двух лучей она более дифференцирована. Задний проход находится на одной из плоских сторон,

прикрытый плоской пластинкой, действующей как клапан. Представителей этой группы ранее путали с *Cystoidea*, от которых они отличаются отсутствием характерных пор. *Trochocystis*, род фигурных, лишен каких-либо роговидных выростов на чашечке.

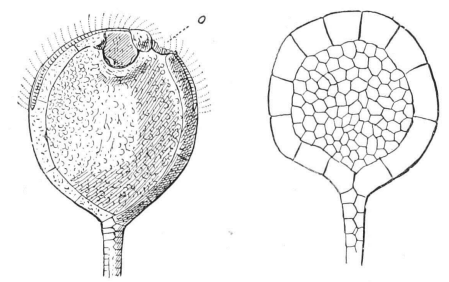


Рис. 276.—Богемский трохоцист, при осмотре с двух сторон. о, Рот. (В честь Джекеля.)

КЛАСС IV. CYSTOIDEA

Пельматозоиды с органами дыхания в форме "диплопор" или "ромбовидных пор". В очень многих случаях имеется плодоножка, но в других случаях она атрофирована, и животное прикрепляется к основанию чашечки. Радиальные каналы проходят на меньшее или большее расстояние по чашечке, но сами пластинки чашечки не модифицированы для них. Либо они проходят по простым канавкам, либо защищены специальным рядом пластин, лежащих над пластинками чашечки. Конечные части радиальных каналов во всех случаях свободны и поддерживаются неразветвленными плечами, состоящими обычно из двойного ряда косточек. Эти плечи называются "пальцами".

Из только что приведенного описания следует, что пальцы и органы дыхания отличают *Cystoidea* от двух предыдущих классов. Раньше этот класс представлял собой склад, в который помещали всех примитивных неправильной формы пельматозоидов. Труды Джекеля^[516], однако, развеяли туман, окутавший эту группу, и в его монографии содержится все, что можно извлечь как из поверхностного изучения, так и из препарирования этих окаменелостей. Настоящему автору представляется возможным, что класс в конечном итоге может потребовать деления на два, соответствующих двум основным подразделениям, которые признает Джекель, а именно. Дихопорита с пектинированными ромбиками и Диплопоритас диплопорами.

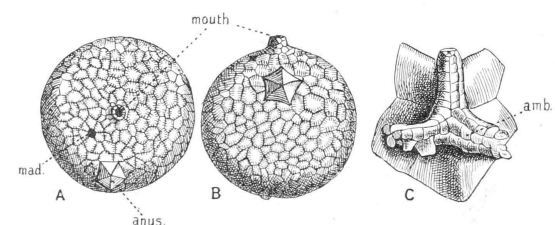


Рис. 277.—Эхиносфериты *aurantium*. А, сверху; В, сбоку; С, область рта увеличена. *amb*, амбулакральная борозда с боковыми пластинами и закрывающей пластиной; *mad*, мадрепорит. Короткие параллельные линии поперек швов - это "ромбы пор". (По Циттелю.)

Ромбы пор дихопорита (обозначенные на рис. 277 маленькими параллельными линиями, пересекающими границы пластинок) были, по словам Джекеля, не чем иным, как серией складок тонкого кожного покрова, выступающих внутрь, внешнее отверстие которых в большинстве случаев смыкалось посередине, оставляя две поры, соединенные канавкой.

Внутренние границы складок иногда сохранялись, но во многих случаях они были полностью лишены кальцификации и поэтому были утрачены. Радиальные сосуды либо сильно разветвлялись, давая начало множеству пальцев, либо, как у *эхиносферитов* (рис. 277), было несколько длинных пальцев, поддерживающих меньшее количество радиальных каналов. В некоторых случаях чашечку можно разделить на регулярную серию циклов пластинок, состоящих из базальных, оральных и трех промежуточных завитков, таким образом, включая на одно кольцо больше, чем чашечка *Crinoidea*. Джекель рассматривает это как примитивное устройство, полагая, что неправильность, наблюдаемая у *эхиносферитов*, вторична. Это сомнительная гипотеза.

Диплопоры *Diploporita*, по-видимому, состоят из двух каналов, пересекающих стенку тела, открывающихся близко друг к другу в общую ямку снаружи, но расходящихся внутри. Поскольку в некоторых случаях, как у *Aristocystis* (рис. 278), доказано, что эта общая ямка была закрыта снаружи очень тонким слоем кальцификации, вероятно, что в других случаях поры представляют собой места зарождения пальцевидных жабр, подобных тем, что у *Asteroidea*. Там, где они были закрыты кальцификацией, они были настолько тонкими и пористыми, что диффузии через них было достаточно для дыхания. Джебель рассматривает *Diploporita* как группу, происходящую от *Dichoporita*, но это представляется крайне сомнительным.

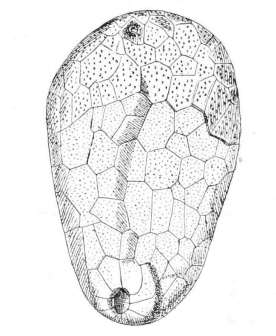


Рис. 278.—*Аристоцистис*. В верхней части чашечки крупные точки - "диплопоры", видимые из-за удаления поверхностного слоя. (По Циттелю.)

КЛАСС V. BLASTOIDEA

Пельматозоиды с органами дыхания в виде продольных кальцинированных складок, называемых "гидроспиралями", расходящихся от рта. Стебель хорошо развит; чашечка правильная, состоящая из завитка прикорневых отростков, увенчанного завитком раздвоенных радиусов, в расщелинах которых лежат лежащие радиальные сосуды для воды, каждый из которых опирается на специальную пластинку ("ланцетная пластинка") и отходит от двух рядов ответвлений, поддерживаемых короткими пальцами (рис. 279). Также были развиты боковые и кроющие пластинки; чашечку завершали пять ротовых отростков ("дельтовидных"). Задний проход находился сбоку, как раз под одним из оральных отверстий.

Гидрошпили, которые являются отличительной чертой данного класса, видны в разрезе на рис. 279, В (*hyd*). Они состоят из различного количества параллельных складок с каждой стороны каждого "псевдамбулакрума", как была названа ланцетная пластинка с прилегающими к ней боковыми и покрывающими пластинками. У самого примитивного рода, *Codaster*, они, по-видимому, открывались прямо наружу и располагались под прямым углом к линиям соединения радиальной и ротовой пластинок, точно так же, как бороздки на выпуклом ромбе. У более модифицированных форм, таких как *Pentremites* и *Granatocrinus* (рис. 279), наружные отверстия были перекрыты расширением боковых пластинок лучевого сосуда, и вся группа складок имеет общее отверстие около рта; действительно, у высшей формы имеется одно общее "дыхальце" для двух групп складок в интеррадиусе, которое в одном интеррадиусе сливается с анусом. Гидроспиры, когда они достигают этой формы, неотразимо напоминают генитальные сумки *Orhiuroidea* (рис. 214, с. [490](#)) и, вполне возможно, служили той же цели.

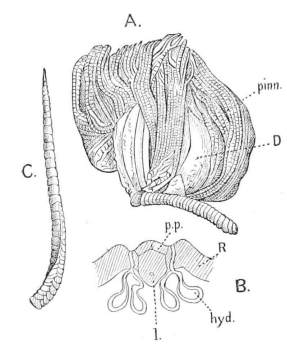


Рис. 279.—*Granatocrinus norwoodi*. **A**, вид животного целиком; **B**, сечение лучевой кости; **C**, изолированный палец. *hyd*, гидрошпиль; *I*, ланцетная пластинка; *штифт*, палец; *п.п.*, покрывающая пластинка; *R* и *D* означают радиальную пластинку. (После Циттеля.)

Рассматривая всю группу *Pelmatozoa*, мы видим, что в кембрии они начинаются с чрезвычайно примитивных *Thecoidea* и *Carpoidea*, а также с некоторых неясных форм, которые, сочетая ножку с пятиугольной симметрией чашечки, предположительно являются предшественниками *Crinoidea*. В нижнем силуре или ордовике появляются две группы *Cystoidea*, возможно, независимо развившиеся либо из *Carpoidea*, либо из примитивных *Crinoidea*, которые в этот период присутствуют в безошибочно узнаваемой форме. В верхнем силуре появляются бластоидеи, отличающиеся от самых обычных цистоидей только своими гидроспирами. Кажется практически несомненным, что они развились из *Cystoidea*, и мы следуем за Джекем, полагая, что они произошли от *Dichoporita*. Карпообразные не выходят за пределы ордовика, и к концу каменноугольного периода цистоидеи и бластоидеи вымирают, остаются только криноидеи, которые в тот период находились на максимуме своего развития. С каменноугольного периода до наших дней численность *Crinoidea* постоянно сокращалась, оставив в недавних морях в качестве единственных представителей *Pelmatozoa* лишь несколько форм, описанных в начале этой главы.

ГЛАВА XXI

ИГЛОКОЖИЕ (ПРОДОЛЖЕНИЕ): РАЗВИТИЕ И ФИЛОГЕНИЯ

В главе XVI. было заявлено, что, хотя более или менее идеально развитая радиальная симметрия была одной из характерных черт типа иглокожих во взрослом состоянии, все же в незрелом или личиночном состоянии представители группы обладают ярко выраженной двусторонней симметрией. По этому признаку личинки иглокожих напоминают другие типы животного царства, которые имеют хорошо развитую кишку, такие как кольчатые черви, моллюски, позвоночные и др. Поскольку, таким образом, особая радиальная симметрия постепенно приобретает в процессе роста иглокожих, мы, возможно, сможем выяснить при внимательном изучении истории их жизни, какова природа и значение этого отклонения от обычного типа строения у целоматных животных.

Среди иглокожих встречаются два типа развития, которые можно приблизительно охарактеризовать как "эмбриональный" и "личиночный" тип соответственно, хотя ни одно

из описаний не является точным. В истории развития первого типа в яйце откладывается столько резервного материала в виде пищевого желтка, что молодое животное, находясь на двусторонней стадии, практически не нуждается в пище. Однако в некоторых случаях, как у *чешуйчатой амфиуры*, мать выделяет питательный экссудат; но так это или нет, почти в каждом случае мать носит детенышей с собой, пока они не достигнут взрослого состояния. У некоторых Asteroidea, как, например, у антарктического вида *Asterias spirabilis* (рис. 280), детеныши прикрепляются к вывернутым губам матери; у *Amphiura squamata* и некоторых других Ophiuroidea яйца остаются в половых сумках, которые служат питомниками; у некоторых Spatangoidea, как, например, у *Hemiaster philippi* (рис. 280). 250, 281), яйца откладываются в некоторых глубоко бороздчатых лепестковидных амбулакрах; в то время как у Holothuroidea они могут развиваться в полости тела (*Phyllophorus urna*), или они могут прикрепляться к спине матери (*Cucumaria crocea*, рис. 259, стр. 573), или они могут быть защищены в специальных выводковых сумках либо на брюшной стороне родительницы (*Cucumaria laevigata*), либо на задней стороне тела. дорсальная поверхность (*Psolus ephippifer*, рис. 261).

Большинство этих случаев эмбрионального развития были зарегистрированы в арктических или антарктических водах; создается впечатление, что условия там не были благоприятными для личиночного типа развития. У пельматозоидов известно только развитие *предшествовавших розовых угрей*, и оно относится к эмбриональному типу.

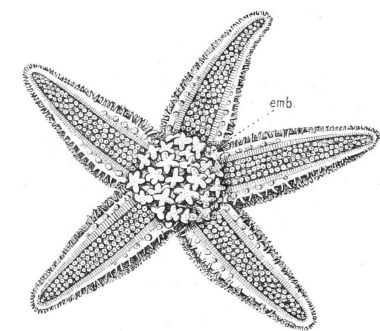


Рис. 280. Вид *Asterias spirabilis* орально, слегка увеличенный, видны эмбрионы, прикрепленные к вывернутым губам. *emb.*
Эмбрионы. (По Перье.)

Однако пока известен способ их размножения, можно с уверенностью утверждать, что развитие большинства видов Eleutherozoa относится ко второму, или личиночному, типу. У этого типа в яйце мало пищи - желтка, и молодое животное или личинка с самого раннего периода развития вынуждены искать себе пропитание самостоятельно, и поэтому обычно проходит значительное время (от двух недель до двух месяцев), прежде чем достигается взрослая форма. Когда сравнивают эмбрионы различных групп элеутерозоидов, между ними нет очевидного сходства в строении; но личинки четырех классов элеутерозоидов, несмотря на различия в деталях, демонстрируют самое замечательное фундаментальное сходство по типу, и, соответственно, мы вправе рассматривать личиночное развитие как примитивное, а эмбриональный тип как производный от него и по-разному модифицированный в каждом конкретном случае.

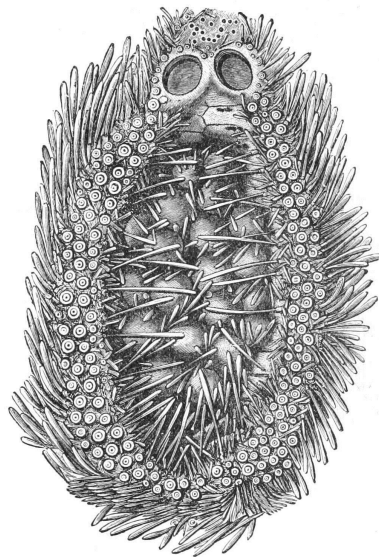


Рис. 281.—*Hemiaster philippi*. Увеличенный вид одного лепестка, показывающий эмбрионы *in situ*. (От Уивилла Томсона.)

Животное целиком показано на рис. 250, стр. [555](#).

При типичном личиночном развитии яйца оплодотворяются после снесения, а затем подвергаются сегментации на ряд равных или почти равных сегментов, или "бластомеров". Они располагаются в форме полой сферы или "бластулы", полость которой называется "бластоцелем" и впоследствии становится первичной полостью тела личинки. Эта полость содержит белковидную жидкость, за счет которой, по-видимому, продолжается развитие (рис. 282, Б). Клетки, образующие бластулу, обрастают ресничками, и эмбрион начинает вращаться внутри яйцеклеточной оболочки, которую вскоре разрывает и, поднимаясь на поверхность моря, начинает свою личиночную жизнь. Таким образом, бластула является первой хорошо выраженной личиночной стадией, и она встречается в более или менее узнаваемой форме в жизнеописаниях представителей каждой большой группы животного царства. Однако только у иглокожих и форм, стоящих еще ниже по масштабу, это проявляется как личиночная стадия. Стадия свободно плавающей бластулы достигается от двенадцати до двадцати четырех часов. Вскоре сферическая форма бластулы утрачивается; одна сторона становится уплощенной и утолщенной вследствие размножения клеток, так что они становятся выше и уже по форме. Вскоре после этого эта утолщенная пластинка прогибается внутрь, вторгаясь в полость бластоцеля. Личинка теперь достигла второй стадии своего развития; она превратилась в "гаструлу" (рис. 282, В). Пластинка утолщенных клеток превратилась в трубку, называемую "архентерон" (рис. 282, В, *арка*), которая является зачатком как пищеварительного канала, так и целома взрослого человека. Эта трубка сообщается с внешней средой, в силу своего способа формирования, через единственное отверстие, называемое "бластопором", которое становится задним проходом более поздней личинки и взрослой особи. Пока развивается стадия гастролы, в бластоцель, или первичную полость тела, вторгаются блуждающие клетки, отпочковавшиеся от стенки архентерона (рис. 282, А, Б, В, *mes*). Эти клетки, которые называются "мезенхимой", являются формирующими клетками скелета, соединительной ткани и блуждающими клетками взрослого человека. Когда у личинки есть скелет, они формируются очень рано, появляясь на стадии молодой бластулы (*Ophiuroidea*) или на стадии непосредственно перед формированием архентерона (*Echinoidea*, рис. 282, А, Б) и выделяя скелет. Когда личинка лишена скелета (*Asteroidea* и *Holothuroidea*), мезенхима обычно не появляется до тех пор, пока полностью не сформируется гаструла.

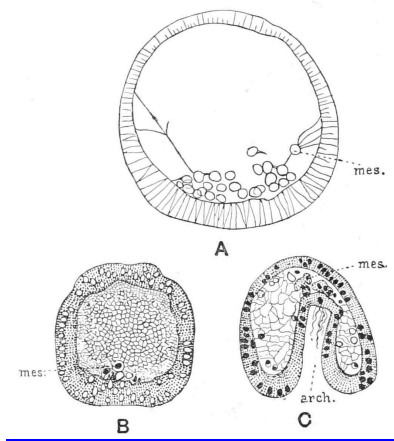


Рис. 282.—*Эхинацея эскулентная*. **А**, оптический срез живой бластулы. **Б**, срез сохранившейся бластулы. Сеть нитей внутри - результат коагуляции белковой жидкости. **С**, отдел гастролы. *arch*, архентерон; *mes*, мезенхимные клетки, прикрепленные протоплазматическими нитями к стенке эмбриона. $\times 150$.

Стадия гастролы достигается через двадцать-тридцать шесть часов. Затем одна сторона личинки становится вогнутой, и реснички ограничиваются толстой полосой, окружающей эту область. Таким образом формируется зародыш *продольной полосы ресничек*, которая является органом передвижения на протяжении всей личиночной жизни. На верхушке архентерона образуется тонкостенный пузырь, который вскоре отделяется от остальных. Этот пузырек, который почти сразу же делится на два мешочка, правый и левый, является зачатком "целома" или вторичной полости тела личинки; остальная часть архентерона образует окончательную кишку и разделяется сужением на пищевод, желудок и кишечник и в то же время изгибается в более мелкую или глубокую V-образную форму, вогнутость которой направлена к вогнутой стороне тела. В пределах этого участка поверхности появляется новое воронкообразное углубление. Это "стомодей", рудимент рта личинки, и вскоре он соединяется с верхушкой личиночного пищевода; соединенные трубки отныне носят название пищевода, поскольку эктодермальная и энтодермальная части становятся неразличимо сросшимися. По бокам и дну пищевода образуется V-образный гребень с крепкими ресничками; это "адоральная полоса ресничек", которая забрасывает пищу (состоящую из диатомовых водорослей, инфузорий и т.д.) в рот. Личинка теперь известна как диплеврула и появляется в четырех модификациях, каждая из которых характерна для определенного класса элеутерозоидов. Они отличаются друг от друга главным образом по следующим пунктам: —(а) Складчатость реснитчатой ленты; (b) деления целомических мешочков; (с) развитие и судьба предротовой доли (*т.е.* части тела перед ртом); (d) судьба личиночного рта. Существуют следующие типы диплеврул:—

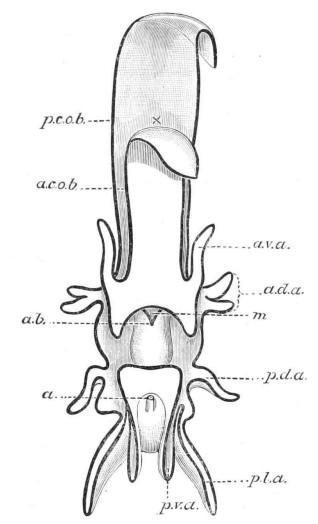


Рис. 283.—Бипиннария *луидии*. *a*, задний проход; *а.б.*, адоральная реснитчатая полоса; *а.о.б.*, передний срединный отросток; *а.д.а.*, передний спинной отросток; *а.в.а.*, переднеротовой отросток; *м*, рот; *п.к.о.б.*, срединный спинной отросток; *п.д.а.*, задний отросток спины; *р.л.а.*, задний боковой отросток; *р.в.а.*, заднеротовой отросток. (После Гарстанга.)

(1) *Бипиннария*, личинка семейства *Asteroidea*. У этого типа очень длинная передняя лопасть. Реснитчатая полоса проходит по ее краям и образует направленную назад петлю на нижней поверхности. Эта петля вскоре отделяется от остальной части группы в виде отдельной предротальной петли, остальные образуют постротальную петлю. Обе петли вытягиваются в короткие меткообразные отростки, в которых мы можем различить (следуя обозначению Мортенсена^[517] в предротальной петле передний срединный отросток (рис. 283, *а.к.о.б.*) и пару предротальных отростков (*а.в.а.*). В заднеротовой петле имеется срединный дорсальный отросток (*р.с.о.б.*) и парные передний дорсальный (*а.д.а.*), задний дорсальный (*р.д.а.*), заднебоковой (*р.л.а.*) и заднеротовой (*р.в.а.*) отростки. На вершине предротальной доли между предротальными и постротальными реснитчатыми кольцами имеется эктодермическое утолщение, напоминающее так называемую апикальную пластинку личинок кольчатых червей.

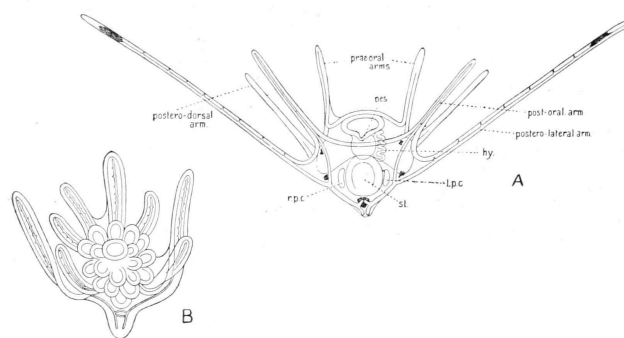


Рис. 284.—**A**, Змееносец из *Ophiothrix fragilis*. *hy*, гидроцелом; *l.p.c.*, левая задняя кишка; *oes*, пищевод; *r.p.c.*, правая задняя кишка; *st*, желудок. **B**, метаморфоза змееносца из *Ophiura* sp. (After Johannes Müller.)

(2) *Офиоплутеус*, личинка *Ophiuroidea*. У этого типа передняя доля остается маленькой, а примитивная реснитчатая полоса неразделенной. Отростки, на которые она вытягивается, очень длинные и поддерживаются известковыми стержнями. Из этих процессов мы можем выделить праоральный, заднедорсальный, заднебоковой и постро-ральный. Заднелатеральные всегда намного длиннее остальных, так что личинка при плавании кажется невооруженным глазом крошечной *V*. У *Ophiothrix fragilis* (рис. 284, **A**) заднебоковые

отростки во много раз длиннее остального тела. Офиоплютеус был первой личинкой иглокожих, которую удалось распознать. Он был открыт Йоханнесом Мюллером,^[518] который также обнаружил три других типа диплейрул. Он назвал этот *Плутей* (мольберт) из-за воображаемого сходства, когда его переворачивают вверх ногами, с мольбертом художника. То же название было присвоено следующему типу, с которым он имеет поверхностное сходство, и, следовательно, отличительная приставка "Офио-" была добавлена Мортенсенем к первоначальному названию.

(3) *Эхиноплютеус*, личинка Echinoidea. Этот тип поразительно похож на предыдущий в том, что у него очень маленькая передняя ротовая доля и отростки реснитчатого кольца поддерживаются известковыми стержнями, но при ближайшем рассмотрении они показывают, что они не совсем соответствуют таковым у офиоплютеуса. Таким образом, у нас есть переднеротовой, заднедорсальный и заднеротовой отростки (рис. 285), но обычно заднелатеральный отросток отсутствует, а когда он все-таки появляется, то остается коротким. С другой стороны, переднелатеральный отросток, не представленный у офиоплютеуса, присутствует постоянно, и на более поздней стадии у эхиноплютеуса из частей ресничного кольца развиваются горизонтально расположенные серповидные гребни ресничек, которые называются ресничными эполетами (рис. 285, *a.cil.ep*). Может даже быть, как у личинки *Echinus esculentus*, второй задний набор из них (рис. 285, *stp.cil.ep*). У более старой личинки на вершине передней ротовой доли имеется эктодермальное утолщение, у основания которого развиты нервные клетки и волокна, составляющие мозг личинки (рис. 285, *ap*).

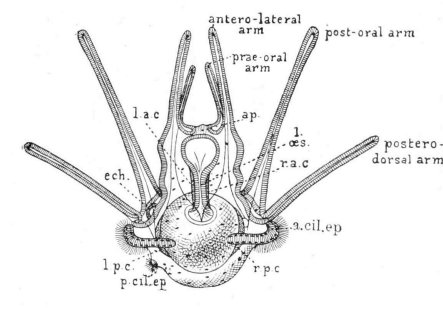


Рис. 285. Вид со спины личинки *Echinus esculentus*. × 45. *a.cil.ep*, передний реснитчатый эполет; *ap*, апикальная пластинка или мозг личинки; *ech*, рудимент морского ежа; *l.a.c.*, левая передняя целома; *loes*, пищевод личинки; *l.p.c.*, *r.p.c.*, как на рис. 284; *p.cil.ep*, задний реснитчатый эполет; *r.a.c.*, правая передняя целома.

(4) *Ушная раковина*, личинка Holothuroidea. Этот вид поразительно напоминает бипиннарию по своим внешним признакам. Передняя лопасть хорошо развита и имеет на своей нижней поверхности выступающую назад петлю реснитчатой полоски, которая, однако, не отделена, как у бипиннарии, от остальной части полоски. Отростки полосы гораздо более слабо выражены, чем у бипиннарий, передний срединный, передний оральный и срединный спинной отростки отсутствуют; но в промежутке между передним и задним спинными отростками развита пара промежуточных спинных отростков.

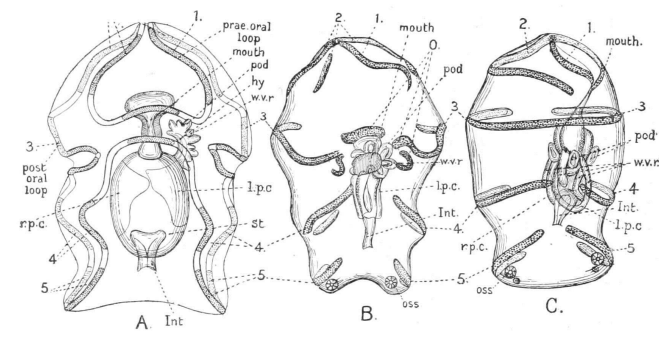


Рис. 286.— Три вида метаморфозы ушной раковины из *Synapta digitata*. **А** - полностью выросшая ушная раковина; **В** и **С** - стадии метаморфозы. *hy*, гидроцелом; *int*, кишечник; *l.p.c*, левая задняя кишка; *O*, фрагменты реснитчатой ленты, которые инвагинируются в устье и срастаются, образуя кольцо вокруг рта; *oss*, косточка; *стручок*, зачатки щупалец, которые здесь отходят непосредственно от гидроцелом; *r.p.c*, правая задняя кишка; *st*, желудок; *w.v.r*, зачатки воды - сосудистые радиальные каналы; 1-5, соответствующие фрагменты на трех рисунках продольной реснитчатой полосы. (После похорон.) $\times 40$.

У бипинный, офиоплутеусов и эхиноплутеусов целомический пузырь после отделения от архентерона делится на правую и левую половины. Затем левая часть выпускает короткий спинной отросток, который, сливаясь с эктодермой, образует отверстие наружу. Это отверстие является первичной мадрепорической порой, а отросток левого целомического мешка, который покрыт реснитками, является поровым каналом. В ушной раковине пора и поровой канал образуются до деления целома. У бипиннарии правый и левый мешочки впоследствии сливаются в передней части передней доли. У первых трех типов личинок целомический мешок с каждой стороны затем подвергается сегментации на переднюю и заднюю части. На заднем конце переднего мешка с каждой стороны образуется припухлость. То, что находится с левой стороны, является "гидроцелью", или зачатком водно-сосудистой системы (рис. 287, А³, *l.hy*); оно быстро принимает серповидную форму и дает пять тупых отростков, которые являются зачатками радиальных каналов и концевых щупалец. Она остается соединенной с передней целомией узкой шейкой, которая позже становится каналом камня. Та, что с правой стороны, полностью отделяется от правой передней целома; она остается маленькой и образует мадрепорический пузырь (рис. 287, А³, *r.hy*) взрослого человека. У змееносца и личинки *Asterina gibbosa* (*v. infra*) она иногда принимает форму, сходную с формой гидроцеле; из-за этого обстоятельства, а также из-за сходства в способе ее происхождения, она рассматривается здесь как правильный гидроцеле, т.е. рудиментарный элемент органа, который развивается в водно-сосудистую систему.

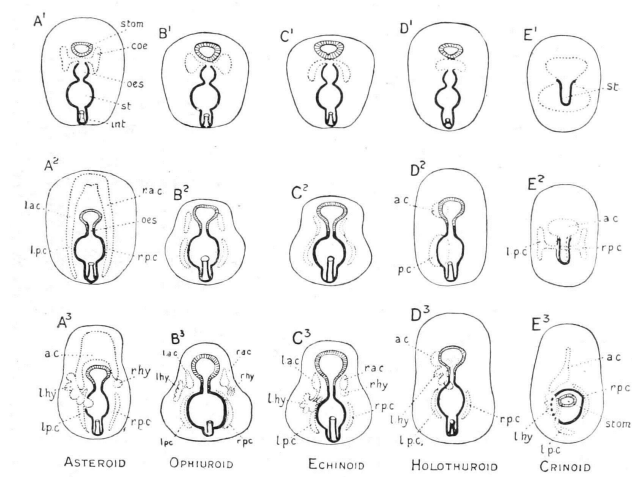


Рис. 287.—Диаграммы способа формирования и деления целома у иглокожих. *a.c*, передний целом; *sое*, примитивный целомический рудимент; *int*, кишечник; *l.a.c*, левый передний целом; *l.hy*, левый гидроцелом; *l.p.c*, левый задний целом; *oes*, пищевод; *p.c*, задний целом; *r.a.c*, правая передняя целома; *r.hy*, правая гидроцелома; *r.p.c*, правая задняя целома; *st*, желудок; *stom*, стомодаум.

В ушной раковине (рис. 287, D) целомический пузырь после формирования порового канала делится на переднюю и заднюю половины. Затем задняя часть делится на правую и левую половины, в то время как передний мешок делится на дорсальную и вентральную половины, соединенные узкой шейкой. Вентральная половина вскоре приобретает знакомые черты гидроцелома (рис. 287, D³, *l.hy*), в то время как дорсальная половина образует незначительную припухлость по ходу соединенных каналов камня и пор, которая представляет левую переднюю целома других типов; ни правая передняя целома, ни правый гидроцелом не развиты. Горловиной сообщения между спинной и брюшной половинами является, конечно же, каменный канал.

Личинка диплейрулы ведет свободноплавательный образ жизни в течение периода, варьирующегося от двух недель до двух месяцев, а затем претерпевает **метаморфозу** во взрослую форму. Детали этого процесса были проработаны в сравнительно небольшом количестве случаев; и видом, у которого они наиболее подробно известны, является астероид *Asterina gibbosa*. Развитие этого вида является промежуточным по характеру между эмбриональным и личиночным типами. Яйца крупнее, чем обычно у *Asteroidea*, и наполнены ярко-оранжевым желтком. Личинка отличается от бипиннарии отсутствием характерных реснитчатых полос и очень ранней закупоркой заднего прохода. Существует, однако, полоса ресничек по краю предротовой доли, которая соответствует частям предротовой и постротовой полос, объединенных у бипиннарий.^[519]

Личинка имеет форму, которую можно описать как сапожковидную (рис. 288, 289). Подошва ботинка представляет собой большую переднеротовую долю, за которой находится рот. Личинка ест мало или вообще не ест, и завершает свою метаморфозу за десять-двенадцать дней. Он не плавает у поверхности, а медленно ползет по дну с помощью упомянутой выше реснитчатой ленты, хотя может также прикрепляться самостоятельно, используя края передней ротовой доли в качестве присосок.

После такого существования в течение семи или восьми дней он надолго фиксируется дискообразным выступом, который появляется на передней поверхности передней ротовой доли в области, окруженной утолщенным ободком, который, как объяснялось выше, образует границу передней ротовой доли. Затем личинка разделяется сужением на диск и ножку, и первая постепенно превращается в тело молодой морской звезды, в то время как последняя постоянно уменьшается в размерах и, в конце концов, полностью исчезает, когда молодая морская звезда начинает ходить на своих ножках. Диск загибается вниз и влево, образуя почти прямой угол со стеблем, и последний остаток последнего прорастает из перистомы морской звезды внутри водно-сосудистого кольца (рис. 289, Б, В).

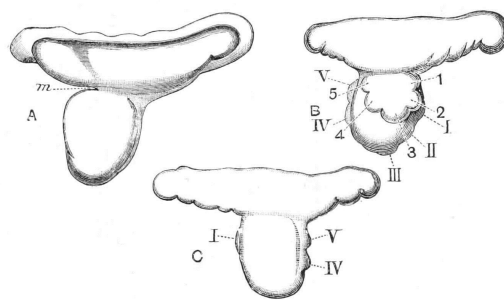


Рис. 288.— Полностью выросшие личиночные стадии *Asterina gibbosa*. **А**, полностью выросшая личинка; **В**, слева, и **С**, вид справа семидневной личинки в начале метаморфозы. *m*, рот; 1-5, пять долей гидроцеля; I-V., зачатки рук. (В честь Людвига.) × 45.

Форма морской звезды достигается главным образом за счет преимущественного роста левого гидроцеломы и левой задней целома. Оба этих мешочка принимают форму обручей, которые при соприкосновении своих концов превращаются в кольца. Гидроцелом уже разросся на пять долей, которые являются зачатками радиальных водно-сосудистых каналов, и кончики которых становятся концевыми сенсорными щупальцами (рис. 288, 289, 1-5); но теперь левый задний целом также разросся на пять долей, образуя параллельное, но внешнее кольцо. Эти доли (рис. 288, 289, I-V.) являются зачатками рук, которые поначалу совершенно независимы от долей радиальных каналов, но постепенно, когда личинка достигает девятидневного возраста (рис. 289, В, С), они прикрепляются к выростам гидроцеля. У них к этому времени развились каждая по две пары ветвей, зачатки первых двух пар трубчатых ножек в каждой лучевой кости. Рот личинки исчезает, и после завершения метаморфозы на левой стороне в центре кольца гидроцеля образуется новый рот. У взрослого человека задний проход формируется примерно в то же время. Первичный канал поры у *Asterina*, как и у всех диплеврул, открывается в переднюю целома; канал камня образован реснитчатой бороздкой, идущей вдоль шейки, соединяющей ее с гидроцелом. Сужение, разделяющее тело на диск и ножку, делит переднюю целомию (единственную у *Asterina*, как и у более старых бипиннарий) на две части; часть, включенная в диск, образует осевую пазуху взрослой особи. Нижний конец осевой пазухи расширяется и окружает рот взрослого человека, образуя внутреннее перигемальное кольцо; внешнее перигемальное кольцо образовано наложением четырех клиновидных выростов из левой задней целомы и одного из передней целомы. Из них впоследствии вырастают радиальные перигемальные каналы, переходящие в руки. Метаморфоза бипиннарии была хорошо проработана Гото, [520] и она согласуется по основным признакам с метаморфозой *Asterina gibbosa*; фактически, различия, которые Гото поддерживает между двумя типами, могут быть разумно объяснены предположением, что некоторые стадии ускользнули от внимания этого наблюдателя. Личинка развивает на вершине преротовой доли три сосочка для случайного прикрепления, [521] а в центре них чашеобразный диск для постоянной фиксации, когда преротовая доля превращается в ножку. После развития этих сосочков (рис. 290, *исправление*) личинка называется брахиолярией.

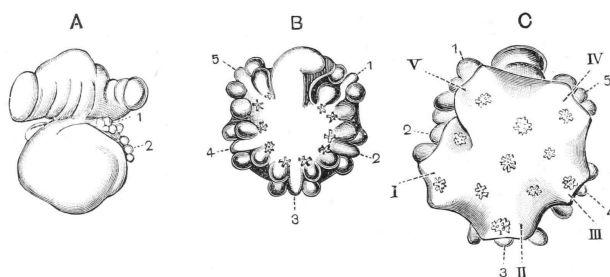


Рис. 289.—Виды личинок *Asterina gibbosa* в процессе метаморфозы. А, восьмидневная личинка, справа; В, слева и С, вид девятидневной личинки справа; 1-5, доли гидроцеля; I-V, зачатки рук. (В честь Людвига.) × 45.

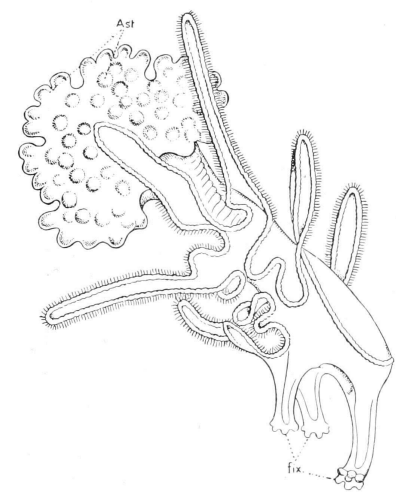


Рис. 290.—Фиксирующаяся брахиолярия, × 60. Аст, рудимент тела Морской звезды; фикс, фиксирующие отростки. (After Johannes Müller.)

Метаморфозы других типов диплеврул не содержат фиксированной стадии. Это то, что можно было бы назвать "катастрофическими метаморфозами". Иными словами, внешняя форма и привычки личинки сохраняются до последнего момента, в то время как органы взрослой особи постепенно совершенствуются; затем через час или два все следы личиночных структур исчезают. Змееносец сохраняет личиночный рот, вокруг которого растет гидроцель; длинные боковые реснитчатые отростки сохраняются до тех пор, пока животное не достигнет всех взрослых признаков. Однако перед этим он проходит так называемую "астероидную" стадию развития, на которой открыты амбулакральные борозды. Эхиноплютеус теряет личиночный рот и задний проход. Взрослые органы развиваются на дне мешковидной инвагинации эктодермы, расположенной с левой стороны внутри петли реснитчатой перевязи (рис. 291, Б, В). Эта инвагинация становится полностью закрытой. Она называется "амниотической полостью", а ее крыша называется "амнионом". На его дне развиты первичные щупальца, оканчивающиеся радиальными каналами, а также ряд шипов. Перейдя к ползучему образу жизни и потеряв свои личиночные придатки, молодой морской еж переходит в состояние "Астероида", при котором изогнутая дорсальная поверхность, будущий перипрокат, больше по протяженности, чем брюшная, а радиальные каналы отходят горизонтально от водно-сосудистого кольца и заканчиваются свободно подвижными подиями (рис. 291, С и D, *стручок*), заканчивающимися присосками, в центре которых расположены заостренные органы чувств. Эти подии позже заключаются в бороздки на коронке и редуцируются до остатков у взрослой особи.

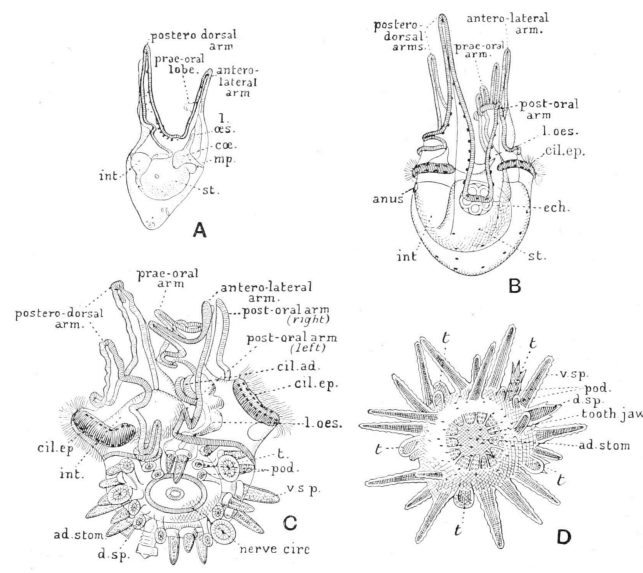


Рис. 291.— Четыре вида Эхиноплютеуса с левой стороны, чтобы показать метаморфозу. **A, B** и **C** взяты из разработки *Echinus miliaris*. **D** - молодой *Echinus esculentus*. Зачаток ротового диска эхинококка виден начиная с **B** и более крупный в **C**. *ad.stom*, стомодей взрослого человека; *cil.ad*, адоральная реснитчатая полоса; *cil.ep*, ресничный эполет; *coe*, целомия; *d.sp*, призматический отросток дорсальной поверхности (периферии) взрослой особи; *ech*, рудимент эхинококка; *int*, кишечник; *loes*, личиночный пищевод; *mp*, порная диафрагма; *нервный круг*, нервное кольцо взрослой особи; *стручок*, первые парные ножки-трубки; *st*, желудок; *t*, концевое щупальце лучевой полосы; *v.sp*, заостренный брюшной отросток взрослой особи. **A, B** и **D** увеличены на 45 диаметров; **C** - на 60 диаметров.

Ушная раковина - единственный вид диплеврул, у которого сохранены рот и задний проход личинки. По этой причине предполагалось, что его средняя плоскость симметрии остается средней плоскостью взрослого человека. Исследования Бери^[522] показали, что это не так. Как и у других видов *Dipleurula* (за возможным исключением *Ophiopluteus*), у взрослых рот находится с левой стороны личинки, и в начале метаморфозы рот мигрирует в это положение (рис. 286, B). Затем рудиментарная предротовая доля быстро всасывается, так что рот снова приобретает конечное положение. Гидроцеле (рис. 286, A, *hy*) к этому времени полностью окружило пищевод, и из него отходят радиальные каналы, которые отходят от щупалец^[523] (буккальных щупалец) в личиночный стомодей. Это, хотя позже оно уплощается, образуя взрослую перистому, на этих стадиях образует почти закрытый мешочек, напоминающий нам амниотическую полость в эхиноплютеусе. Реснитчатая лента распадается на несколько частей, которые перестраиваются таким образом, чтобы образовать ряд поперечных колец ресничек, так что жизнь в свободном плавании может продолжаться несколько дольше. Животное на этой стадии называется "куколкой" (рис. 292); в конце концов оно теряет кольца, опускается на дно и у него развиваются ножки-трубки. Судя по образцам, которые видел автор, он почти не сомневается, что в некоторых случаях молодое животное проходит стадию "эхиноидности", поскольку у него, помимо щупалец, есть только срединные трубчатые лапы, оканчивающиеся радиальными каналами, и оно покрыто панцирем из пластинок, напоминающим эхиноидную корону.^[524]

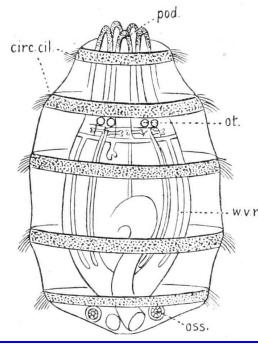


Рис. 292.— "Куколка" *Synapta digitata*. × 50. *circ.cil*, мерцательные кольца; *oss*, известковая косточка; *ot*, отоцисты; *стручок*, щупальца; *ж.в.р.*, радиальный сосуд для воды. (В честь Семона.)

Рассматривая развитие элеутерозоев в свете представленных до сих пор фактов и используя тот же метод рассуждений, который используется в случае с другими группами животных, мы, по-видимому, вправе заключить, что иглокожие произошли от простого свободноплавающего предка, обладающего фундаментальными признаками диплеврулы. К ним можно отнести продольную складчатую ленту ресничек как основной орган передвижения; утолщенную пластинку нервного эпителия на переднем конце, служащую объединенным органом чувств и мозгом; V-образную ленту ресничек, выступающую в пищевод как орган питания; широкое, неглубокое устье и пищеварительный канал, состоящий из трех хорошо выраженных отделов, а именно. пищевод, желудок и кишечник; и, наконец, вторичная полость тела, или целома, состоящая из трех отделов с каждой стороны, хотя, возможно, самая передняя пара сливалась в передней доле. С левой стороны передняя целома открывается наружу коротким реснитчатым каналом. Определенной таким образом гипотетической группе, которая определено не была иглокожими, можно дать название PROTOCOELOMATA.

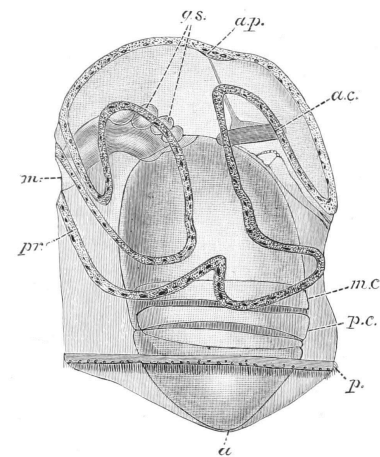


Рис. 293.— Личинкаторнарии. *a*, задний проход; *a.c.*, передняя целома; *a.p.*, апикальная пластинка; *g.s.*, зачатки жаберных мешочков; *m.*, рот; *m.c.*, средняя или "воротниковая" целома; *p*, задняя реснитчатая полоса; *p.c.*, задняя целома; *pr*, продольная реснитчатая полоса. (В честь Моргана.)

Итак, среди низших видов животных, у которых можно обнаружить следы позвоночного строения, есть одна группа, НЕМИШОРДАТА (Т. VII. стр. 3), в которой есть личинка, поразительно напоминающая диплейрулу. Эта личиночная форма относится к *Balanoglossus* и называется *Tornaria*. Он обладает хорошо выраженной передней оральной долей и складчатой продольной реснитчатой полосой, которая напоминает полосу ушной раковины. Его особенность в том, что дополнительно имеется заднее кольцо ресничек (рис. 293, *p*).

Целом состоит из пяти отделов: — срединного переднего мешка (*a.c.*), открывающегося наружу коротким реснитчатым каналом с левой стороны; и парных средних отделов (*m.c.*) и задних отделов (*p.c.*). На вершине передней доли находится пластинка, состоящая из сенсорного эпителия с нервными волокнами у основания, которая действует как мозг. Торнария претерпевает метаморфозы, принимает червеобразную форму и ведет роющий образ жизни. Пять отделов целома сохранены, и можно доказать, что поровый канал, подобно мадрепориту иглокожих, используется для забора воды. Кроме того, есть два абберрантных сидячих члена группы (*Cephalodiscus* и *Rhabdopleura*), у которых средние отделы целома, которые соответствовали бы гидроцел, образуются в длинные рукава, каждый с двойным рядом реснитчатых щупалец, которые поразительно напоминают радиальные каналы и подиумы пелматозоидов. Принимая во внимание все эти факты, представляется вероятным, что позвоночные и иглокожие произошли от ПРОТОСОЕЛОМАТА.

Когда мы обращаемся к истории развития иглокожих, чтобы пролить свет на вопрос о том, как двусторонне симметричный предок превратился в радиально симметричную иглокожую, представляется вероятным, что только в процессе развития *Asteroidea* мы можем надеяться найти решение проблемы. Резкие изменения привычек, проявляющиеся в метаморфозах других типов, явно являются вторичными явлениями. Ни один вид животных не мог внезапно сменить свои привычки с плавания с помощью ресничек на хождение на трубчатых лапах. Однако в развитии *Asterina gibbosa* мы получаем намек на то, каким образом жизнь в свободном плавании могла чередоваться с периодами временной фиксации, постепенно переходя в состояние, при котором фиксация была постоянной. Этот период в истории расы, когда предки иглокожих были сидячими, обозначал точку, в которой элеутерозоа отделились от пелматозоа, и прежнее существование фиксированного предка объясняет тенденцию сначала к асимметрии, а затем к радиальной симметрии. Двусторонняя симметрия характерна для большинства свободно плавающих животных, которым приходится следовать прямым курсом по воде, но у неподвижных форм отсутствие симметрии не является недостатком. Радиальное расположение органов, однако, ценно для них, поскольку пищу нужно искать и опасностей избегать со всех сторон света; и, следовательно, мы можем понять, как, когда фиксация стала постоянной, один гидроцел мог увеличиваться в размерах по сравнению с другим и, наконец, принять форму кольца.

Последний вопрос, который возникает, - это спорный вопрос о взаимных отношениях различных классов, составляющих Тип. Прежде чем пытаться пролить свет на эту проблему с точки зрения развития, необходимо будет вкратце описать историю жизни *Antedon rosacea*, единственного пельматозоида, развитие которого известно.

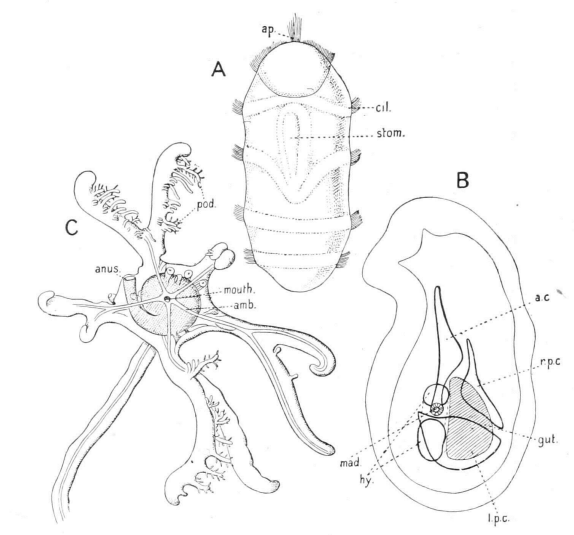


Рис. 294.— Три вида развития *предшествующих розацеа*. **А** - свободно плавающая личинка; **В** - продольный разрез свободно плавающей личинки; **С** - вид полости рта молодой неподвижной формы. *a.c.* - передняя целома; *amb.* - амбулакральная борозда; *ap.* - апикальная пластинка сенсорной и нервной ткани; *cil.* - мерцательное кольцо; *hy.* - гидроцелом; *l.p.c.* - левая задняя целома; *mad.* - первичный поровой канал; *pod.* - подия; *r.p.c.* - правая задняя целома; *устье*, личиночный стомодей.

(**А** и **В** после Бери; **С** после Перье.)

Яйца сравнительно крупные, в них много пищи-желтка, и они надолго прилипают к верхушкам. Они проходят большую часть процесса развития внутри яйцеклеточной оболочки. Бластула и гастрולה формируются обычным способом, но наиболее примечательно образование целома (рис. 287, E¹, E²). Архентерон делится на передний и задний отделы. Задний отдел делится на правый и левый задние целомические мешочки, но до завершения разделения дорсальный и вентральный язычки вырастают из переднего отдела и соединяются кзади, опоясывая полосу соединения между правым и левым задними целомическими мешочками наподобие кольца. Эта соединительная полоса становится твердой и рассасывается, и *pari passu* кольцо превращается, благодаря исчезновению его центрального отверстия, в мешочек, который является окончательным отделением кишечника (рис. 287, E). Остальная часть переднего отдела делится на толстостенный мешочек, гидроцелом, слева, и срединный тонкостенный передний целом, от которого в переднюю часть личинки уходит длинное расширение, которое мы можем сравнить с передней ротовой долей бипиннарии. Передняя целома сообщается с внешней поверхностью коротким поровым каналом, а позже образует соединение, канал камня, с гидроцелом. На вершине передней доли образуется утолщенный участок эктодермы, несущий жесткие чувствительные волоски и имеющий в своих основаниях нервные волокна и ганглиозные клетки. Этот личиночный мозг соответствует мозгу торнарии и эхиноплютеуса. Позади мозга находится железистая ямка, которая используется для фиксации и напоминает аналогичный орган у бипиннарии. Затем образуется ряд реснитчатых колец, и между вторым и третьим из них появляется овальное углубление. Это устье; но поскольку личинка не принимает пищу, она не сообщается с кишечником (рис. 295, A, *стом*).

Затем личинка покидает оболочку яйца и свободно плавает день или два, а затем, подобно бипиннарии, закрепляется на вершине передней доли, которая превращается в ножку. Устье личинки закрывается, и пищевод взрослой особи выглядит как сплошной стержень из прилегающих к нему клеток; вокруг этого стержня гидроцеле растет подобно кольцу.

Закрытое устье и нижележащий гидрокоэль теперь поворачивают назад до тех пор, пока они не окажутся на конце животного, противоположном стеблю (рис. 295, В). Левый задний целом, который также, как и у личинки астероида, принял форму обруча, переносится вместе с ними; но правый задний целом смещается вперед и выпускает в ножку пять выростов, которые образуют зачатки камерного органа, и центральный как продолжение генитального столона (рис. 295, D, *gen.st*), расширение передней целомы (рис. 294, Б) исчезло.

Затем наружная стенка стомодея разделяется на пять створок —будущих ротовых клапанов. Радиальные каналы выглядят как свободно выступающие щупальца, которые выходят в промежутки между этими клапанами и вскоре обрастают двумя парами боковых ответвлений. Скелет состоит из пяти ротовых пластинок в ротовых клапанах, кольца из пяти базальных створок, трех небольших нижнебазальных створок и серии "столбчатых", *т.е.* ножных косточек в виде колец, охватывающих ножку. Зона крепления поддерживается "опорной пластиной". Затем радиальные пластинки появляются в виде кольца из маленьких косточек между ротовыми и базальными, и одновременно появляются дужки в виде пяти выростов, поддерживаемых первыми радиалами и другими радиалами, когда они появляются. Свободные радиальные каналы теперь прирастают к рукам, но вскоре от этих каналов отходят парные ветви неограниченного роста, которые поддерживаются разветвлениями примитивных рук, и таким образом образуются десять рук взрослого человека. Таким образом, что касается водно-сосудистой системы, то видимое разветвление не является истинной дихотомией, а является результатом образования двух противоположных ветвей, в то время как основная ось перестает расти. Появление усиков знаменует сращивание самых верхних стеблевых косточек с образованием центрально-спинного, и вскоре после этого молодой *антедон* отрывается от стебля и уплывает.

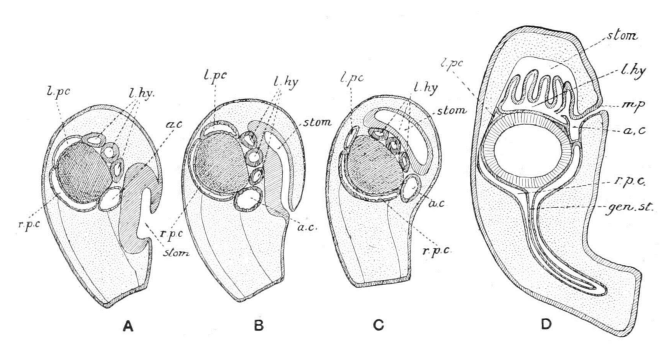


Рис. 295. —Четыре диаграммы, объясняющие метаморфозы личинки *предшествующей розовой угревой сыпи*. *a.c.*, Передней целомы; *gen.st*, генитальный столон; *l.hy*, левый гидроцелон; *l.p.c*, левый задний целом; *tr*, madreporическая пора; *r.p.c*, правый задний целом; *stom*, устье. (А, В и С в честь Коршельта и Хайдера; D в честь Перье.)

Теперь, рассматривая эту историю жизни, мы не можем не быть поражены сходством с развитием *Asteroidea*, и особенно с развитием *Asterina gibbosa*. Отсутствие связи между устьем и кишечником связано с эмбриональным образом жизни. С другой стороны, наличие длинной передней оральной доли, содержащей продолжение передней целомы и имеющей фиксирующий орган на ее вершине, может быть обнаружено только у *Asteroidea*. Таким образом, в общих чертах, до периода фиксации два развития параллельны, но после этого момента происходит расхождение, которое ясно указывает на расщепление стебля иглокожих на две основные ветви, соответствующие двум различным наборам привычек. У элеутерозойского подвоя, представленного развитием *Asteroidea*, диск на стебле стал изогнутым вентрально, так что рот и подиум оказались в пределах досягаемости материала, дрейфующего по дну, для захвата которого были использованы подии. В результате основание стебля оказалось ближе ко рту, и так получилось, что гидроцелле, превратившись в кольцо, охватило оба стебля. С другой стороны, у пельматозоидов подиум и рот повернуты вверх и назад от ножки, которая, таким образом, приняла аборальное положение (рис. 296, Б). Таким образом, подии располагаются в благоприятном положении для захвата свободно плавающих организмов, которых их реснички притягивают к себе. Следует отметить, что аналогичное изменение положения рта происходит и у других групп животных, которые имеют схожие привычки (*Polyzoa Entoprocta*, *Tunicata*).

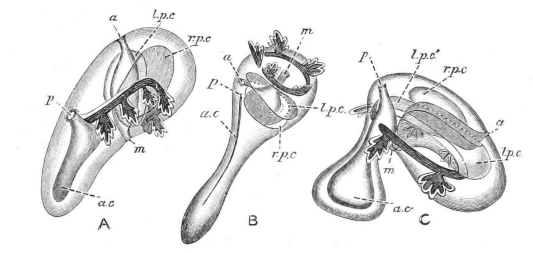
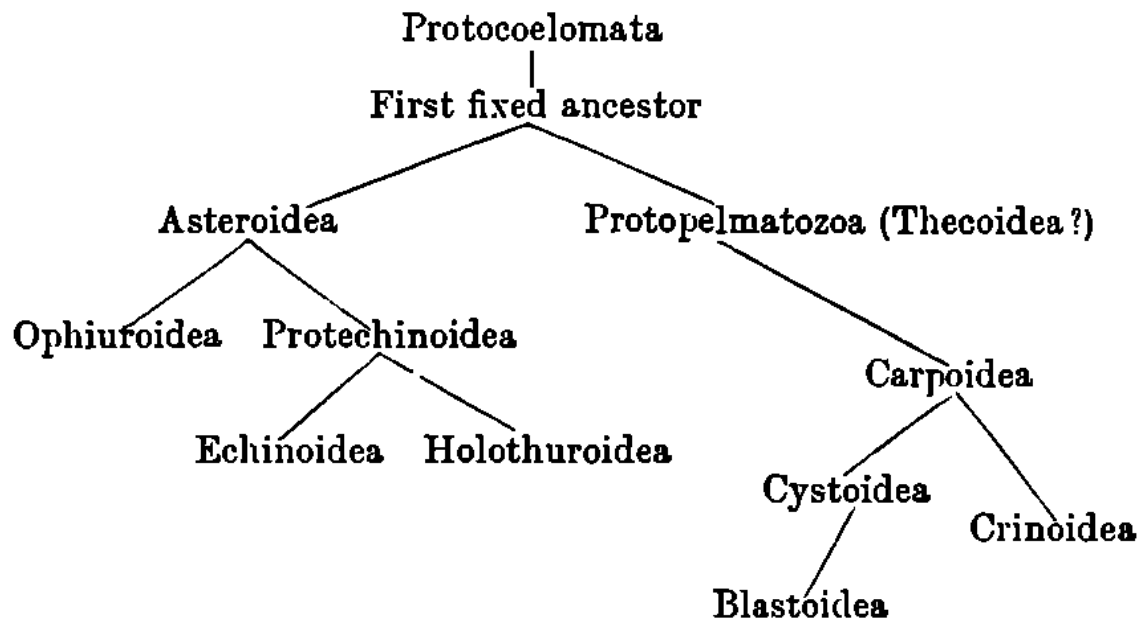


Рис. 296— Рисунки, показывающие предполагаемую связь элеутерозоев и пельматозоидов. А, общий постоянный предок двух подвидов, все еще двусторонне симметричный; В, примитивный пельматозоид; С, примитивный элеутерозоид. *a*, задний проход; *a.c*, передняя целома; *l.p.c*, *l.p.c'*, левая задняя целома; *m*, рот; *p*, первичный поровой канал; *r.p.c*, правая задняя целома.

Следовательно, разделение типа, должно быть, произошло в чрезвычайно отдаленную эпоху, до того, как гидроцель превратилась в замкнутое кольцо, и, следовательно, до того, как была полностью достигнута радиальная симметрия.

Обращаясь теперь к вопросу о происхождении классов Eleutherozoa, мы обнаруживаем, что изучение развития сильно подкрепляет взгляды, полученные при изучении анатомии взрослых особей. Астероидные - самая примитивная группа; только в их случае сохраняется фиксированная стадия, и как Ophiuroidea, так и Echinoidea проходят в развитии астероидную стадию. Единственными серьезными конкурентами на эту должность являются Holothuroidea, которые, по мнению многих, произошли непосредственно от Cystoidea (в старом смысле; лучше Thecoidea). Эта точка зрения, хотя и была принята Семоном,^[525] Геккель,^[526] и Бэтэр,^[527] открыты для многих возражений. Тип развития голотуроидных желез, упомянутый в этих обсуждениях, относится к чрезвычайно аберрантному *наперстному синапту*, при котором радиальные каналы являются рудиментарными структурами, которые исчезают у взрослого человека. У этого вида, где щупальца размножены, некоторые из них возникают у личинки непосредственно из водно-сосудистого кольца и, таким образом, чередуются с каналами. Исходя из этого обстоятельства, Семон сделал вывод, что радиальные каналы Holothuroidea не гомологичны таковым у других иглокожих, но этому выводу противоречит развитие более нормальных видов, у которых все щупальца отходят от радиальных каналов. Меридиональное течение этих каналов, закрытие амбулакральных борозд в сочетании с сохранением нервной эктодермы - все это признаки, характерные для Echinoidea. Так же как и уменьшение количества половых органов, на что Белл^[528] придавал такое значение, что отделил Holothuroidea от всех других иглокожих. Но если у Spatangoidea может иметь место сокращение до четырех и даже трех (рис. 246, с. 552), то почему сокращение до двух или одного должно вызывать удивление? Примитивный внешний вид ушных раковин уравнивается развитием целома, который сильно видоизменен, так что примитивное двустороннее расположение затемняется. Если, таким образом, Asteroidea являются наиболее примитивными Eleutherozoa, мы можем представить, что примитивные Echinoidea произошли от Asteroidea в результате адаптации к жизни в расщелинах, где изгиб радиусов вверх был преимуществом, позволяющим животному прикреплять свои подиумы как над, так и под собой; и что Holothuroidea произошли от примитивных Echinoidea, у которых пластины короны все еще были подвижными, в результате дальнейшей адаптации к узким щелям, где червеобразное извивание было бы наиболее успешным методом выживания. приспособляются к окружающей среде.

Таким образом, конечный результат всех наших исследований приводит нас к представлению о взаимном родстве классов иглокожих, которое может быть указано в следующей таблице:



Мы рискуем предсказать, что если когда-нибудь будут найдены докембрийские иглокожие, то среди них будут небольшие формы на ножках, которые могут быть поверхностно отнесены к "цистидам", но которые на самом деле являются постоянными предками *Asteroidea*. Они должны иметь неправильный скелет и быть лишены плеч, которые являются вторичными образованиями; но они должны указывать близостью рта к ножке и отношением к ножке бороздок для подиума, что они произошли от племени пельматозоидов и являются предками элеутерозоидов.

КОНЕЦ ТОМА I

Напечатано R. & R. CLARK, LIMITED, Эдинбург.

[1]

Подробные исследования протоплазмы см. в Delage, *Hérédité*, 2-е изд. 1903; Henneguy, *Leçons sur la Cellule*, 1896; Verworn, *Общая физиология*, английское изд. 1899; Wilson, *Клетка в развитии и наследовании*, 2-е изд. 1900. Все эти книги содержат полную библиографию.

[2]

Как мы увидим позже, отнюдь не легко четко разделить простейших и протофитов, низших животных и низших растений; и поэтому в нашем предварительном обзоре для обозначения низших форм жизни, не образованных совокупностью дифференцированных клеток, мы будем использовать полезный термин "протиста", введенный Геккелем для обозначения таких существ в целом, без ссылки на эту трудную проблему разделения на животных и растения (см. Также стр. 35 и далее).

[3]

"Микрон", обозначаемый греческой буквой μ , равен $1/1000$ мм, что составляет почти $1/25000$ дюйма, и является единицей длины, обычно используемой для микроскопических измерений.

[4]

Требуется твердый субстрат, к которому нижняя поверхность слегка прилипает: это движение осложняется своего рода перекачиванием верхней поверхности, постоянно удлиняющим переднюю часть псевдоподия, в то время как материал нижней поверхности поднимается сзади. Х. С. Дженнингс, *Продолжение. к изучению поведения низших организмов*, 1904, ч. vi. стр. 129 и далее, "Движения и реакции амебы".

[5]

Если протоплазма содержит видимые гранулы, как это обычно бывает, внутри прозрачного внешнего слоя, мы видим, что они постоянно струятся вперед вдоль центральной оси каждого отростка по мере его формирования и назад только внутри прозрачного слоя по всей окружности, подобно фонтану, играющему в стеклянном колпаке. Это движение наиболее заметно, когда появляется новый псевдоподий, и прекращается, когда он достигает полных размеров.

[6]

Мы используем в качестве соответствующего прилагательного термин "плазменный".

[7]

Для изучения структуры протоплазмы под микроскопом необходимо исследовать ее в очень тонких слоях, которые по большей части могут быть получены только механическими методами (разрезание и т.д.). Эти методы, опять же, могут быть применены только к неподвижным образцам, поскольку за естественной смертью следуют быстрые изменения, и особенно размягчение, что делает ткань менее пригодной для наших методов. Далее мы выявляем и делаем очевидными ранее существовавшие различия наших образцов с помощью различных методов окрашивания такими красителями, как бревно и кошениль и их производные, а также пигментами из каменноугольной смолы (см. также стр. [11](#) п.).

^[8]

У многих протист эти гранулы были показаны Шевяковым в *работе* Z. wiss. Зоол. lvii. 1893, стр. 32, состоит из фосфата кальция, вероятно, $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_8$.

^[9]

Не всегда возможно определить, какая часть этих структур соответствует тому, что существовало при жизни (см. стр. [11](#)).

^[10]

Хроматин и нуклеолы особенно богаты фосфором, вероятно, в составе комбинированной нуклеиновой кислоты.

^[11]

Выражаясь химическим языком, этот процесс является "экзотермическим".

^[12]

Рост кристаллов - это всего лишь поверхностное отложение, и его вообще нельзя отождествлять с протоплазматическим ростом.

^[13]

А. Боллес Ли в своей книге микротомиста "*Vade Mecum*", 1-е изд. (1885), указал, что "Очищающие реагенты представляют собой жидкости, основная функция которых заключается в том, чтобы делать микроскопические препараты прозрачными путем проникновения между преломляющими элементами, из которых состоят ткани, с показателем преломления, не сильно уступающим показателю очищаемых тканей" (стр. [213](#)). Мы показали позже ("Состояние, в котором вода существует в живой протоплазме", в *Rep. Brit. Ass.* 1889, стр. 645, и *Журнал. Roy. Micr. Soc.* 1890, стр. 441), что, поскольку преломляющая способность живой протоплазмы составляет всего 1,363-1,368, из этого следует, что вода в живой протоплазме находится в состоянии совершенного физического сочетания, подобно воде раствора камеди [читай "слизи"] или желе. Феномен протоплазматических движений, изученный у ризопод и растительной клетки, кажется, абсолютно исключает предположение о желеобразности, и в этих случаях мы должны признать, что живая протоплазма представляет собой вязкую жидкость, преломляющая способность которой, вероятно, является средним значением двух составляющих, разделенных смертью, одной твердой, другой - водянистого раствора: а смерть для нас, по сути, процесс осаждения (или, лучше, "разложения"). Дальнейшую работу по этим направлениям см. у Харди в *журнале. Physiol.* том. xxiv. 1899, стр. 158, и Фишер, *Фиксировал и. Färbung*, 1900.

^[14]

В своем первоначальном употреблении "автоматизм" обозначает непрерывную последовательность и комбинацию действий, выполняемых без внешнего вмешательства сложными машинами, спроектированными и изготовленными для определенных целей разумными существами: таким образом, мы правильно говорим об "автоматических шарикоподшипниках", которые затягиваются сами по себе, когда ослабевают; но даже они не могут взять свежую сталь и повторно нанести ее, либо заменить изношенные детали, либо укрепить трубу, которая изгибается под напряжением.

^[15]

Протеиды - это органические соединения, содержащие углерод, водород, азот и кислород, одним из известных видов которых является яичный белок. Нуклеопротеиды представляют собой соединения протеидов с нуклеиновой кислотой, которые в дополнение к вышеперечисленным элементам содержат фосфор.

^[16]

Удельный вес живой протоплазмы был оценен путем определения плотности раствора камеди, в котором определенные инфузории свободно плавают на любой глубине. Это было обнаружено с помощью параллельных результатов Джулии Б. Платт и Стивена Р. Уильямса (см. *амер. Натуральные*. xxxiii. 1899, стр. 31, xxxiv. 1900, стр. 95) составляет от 1,014 до 1,019, в то время как было обнаружено, что плотность метеозоны *Hydra* составляет всего 1,0095 - 1,0115. Легко показать, что разница примерно в 0,006 имеет правильный "порядок величины", если мы допустим, что фактическое вещество гидры имеет примерно тот же удельный вес, что и инфузория, в то время как плотность в целом уменьшается за счет водянистого содержимого внутренней полости и т.д. Дженсен получил гораздо более высокий результат для *парамеций*, используя раствор кристаллоидного вещества карбоната калия; но почти наверняка он будет легко усваиваться организмом и, таким образом, повысит его плотность в ходе эксперимента.

^[17]

Энергия может быть получена в результате простого *расщепления* сложных веществ внутри клетки: когда такое расщепление включает высвобождение CO₂, этот процесс (неправильно) называется "внутримолекулярным дыханием".

^[18]

Похожим органом, но с *клеточными* стенками, является мочевой пузырь коловраток и некоторых плоскгельминтов в связи с их почечной системой (т. ii. стр. 53, 199 и особенно стр. 213-5).

^[19]

В *представительстве Брит. Асс.* 1888, стр. 714; *Энн. Маг. Нац. История.* (6), iii. 1889, стр. 64. Эта точка зрения была полностью разработана, главным образом на инфузориях, Дегеном в *Bot. Zeit.* lxiii. Около 1. 1905г.

^[20]

Смотрите Хартога, "О множественном клеточном делении по сравнению с двойным разделением как пределе роста Герберта Спенсера", в *Rep. Brit. Ass.* 1896, стр. 833; "О пептической зимазе у молодых эмбрионов", *там же.* 1900, с. 786; "Некоторые проблемы воспроизводства", ii. *Кварта. Journ. Микр. науки.* xlvii. 1904, стр. 583.

[21]

"О пищеварительной закваске крупного простейшего". *Представитель Брит. Асс.* 1893, с. 801.

[22]

Смотрите для изучения движений протоплазмы, Бертольд, *Protoplasma Mechanik* (1886); Бютчли, *Исследования микроскопических пен и протоплазмы*, английское изд. 1894; Верворн, *Общая физиология*, 1899; Ле Данте, *Живая материя*, 1893?; и Йенсен, "Unters. ueb. Протоплазмомеханик" в *арх. Геш. Физика. lxxxvii.* 1901, стр. 361; Дэвенпорт, *Экспериментальная морфология*, i. 1897; Х. С. Дженнингс, *Продолжение* и др., 1904.

[23]

Термины "расширение" и "сжатие" относятся только к *поверхностной области*: очень сомнительно, меняется ли *объем* при этих изменениях.

[24]

Для обсуждения механизма цилиарного действия см. Schäfer, *Anat. Anz.* xxiv. 1904, стр. 497, xxvi. 1905, стр. 517; Шуберг, *Арх. Протист.* vi. 1905, стр. 85.

[25]

Как линия наиболее быстрого роста на опоясывающем стебле растения.

[26]

Подобное тело находится в центре, к которому сходятся осевые нити расходящихся псевдоподий Heliozoa, и могло бы быть названо по четности "подопластом"; но "центросома" - удобный общий термин для включения всех таких тел. У трипаносомы она явно ядерного происхождения (рис. 39, стр. [120](#)).

[27]

Смотрите развитие этой точки зрения У. Макдугалла в журнале. *Анал. Физиол.* xxxi. 1897, стр. 410, 539. Я изложил это в первом наброске этого эссе в 1894 году.

[28]

Лучший общий отчет можно найти в Davenport, *Experimental Morphology*, 1897.

[29]

Увидеть Дженнингса в Вудс-Холле. *Биология. Лект.* 1899, с. 93.

[30]

Не всегда легко провести различие между этими двумя классами явлений.

[31]

Дженнингс в своих исследованиях *реакций на раздражители у одноклеточных организмов* (1899-1900) показал, что какой бы ни была природа отталкивающего раздражителя, химического, механического или термического, реакция *парамеций* и многих других протист всегда одинакова. Он отплывает назад на небольшое расстояние, поворачивает к аборальной поверхности, а затем, развернувшись таким образом, снова плывет в новом направлении, вперед, как и раньше. Кажущиеся "положительные эффекты" часто на самом

деле являются отрицательными; ибо, если *парамецию* поместить в воду, содержащую CO_2 , она проявляет реакцию не при попадании в часть, заряженную этой кислотой, а при переходе из нее в более чистую воду, так что она постоянно стремится вернуться в кислотную часть, в то время как внутри нее или в воде на расстоянии, еще не заряженной, она плавает нерегулярно. По-видимому, из-за этого особи объединяются вместе, поскольку они выделяют этот газ в воду. Если отталкивающее вещество диффундирует к заднему концу *парамеции*, реакция, вместо того чтобы уносить ее прочь, переносит в область большей концентрации и, таким образом, может убить ее.

[32]

"Гальванотаксис и хемотаксис", *Журнал. из физиологии.* том. xxvi. 1900-1901, с. 291.

[33]

Возьмем случай 1-сантиметрового куба, увеличивающегося до размера 2-сантиметрового куба. Площадь поверхности куба размером 1 см составляет 6 квадратных сантиметров, а его объем составляет 1 кубический сантиметр. Площадь поверхности 2-сантиметрового куба составляет 24 квадратных сантиметра, а его объем - 8 кубических сантиметров. Таким образом, у большего куба на каждый кубический сантиметр объема приходится всего 3 квадратных сантиметра поверхности вместо 6; другими словами, отношение поверхности к объему уменьшилось вдвое за счет роста. Три последовательных деления большего куба на две части разделят его на восемь отдельных кубиков размером 1 сантиметр, каждый из которых теперь имеет исходное соотношение поверхности к объему.

[34]

Некоторые считают ядро эквивалентом центрального нервного органа клетки; другие, такие как Г. Манн и Верворн, - главным химическим центром клетки и, в частности, местом секреции зимаз, или ферментов, которые играют столь важную роль в ее жизнедеятельности; поскольку обнаружено, что протист, лишенный ядра, может совершать привычные движения, но не может ни переваривать пищу, ни расти. Этот вывод может показаться довольно огульным и преждевременным, но мы видели, что изменения поверхностного натяжения являются прямыми предшественниками движений цитоплазмы, мы знаем, что такие изменения вызываются химическими изменениями; и, таким образом, ядро — если оно является центральной лабораторией, которой в конечном итоге обусловлены такие изменения, — действительно в определенном смысле было бы руководящим центром.

[35]

Термин "покоящийся" выбран очень неудачно, поскольку даже поверхностное наблюдение показывает, что относительное положение и характер внутренних структур такого ядра постоянно меняются в зависимости от жизнедеятельности и функций клетки.

[36]

Для подробного изучения ядра у протисты см. Calkins в *Arch. Protistenk.* том ii. 1903.

[37]

"Центриоль" - это мельчайшая гранула, которую иногда можно распознать в центре центросферы и которая заранее подвергается делению. Но центросомы часто встречаются без различия на центросферу и центриоль, и в использовании этих терминов возникает большая путаница.

[38]

Происхождение centrosom - проблема, которая еще окончательно не решена, если она действительно поддается какому-либо универсальному решению. Они, безусловно, отсутствуют у многих растений; и, с другой стороны, структуры, которые им соответствуют, часто появляются в митотических делениях протист. В некоторых случаях centrosомы, несомненно, имеют ядерное происхождение и проходят через ядерную стенку в цитоплазму.

[39]

Хотя силы, действующие в делящейся ячейке, подобны по своему воздействию таким физическим силам, как магнетизм, статическое электричество и даже капиллярность, и были разработаны модели, использующие такие физические силы, для представления показателей деформации ячейки, силы ячейки отличаются от любой известной физической силы. Для обсуждения природы действующих сил с библиографией см. Анхель Гальярдо, *Интерпретация динамики небесного тела*, 1902; Рамблер, в *арх. Entw.* xvi. 1903, стр. 476; Хартог, *C.R.* sxxxviii. 1904, стр. 1525, и "О двойной силе делящейся клетки", *пт. i. Proc. Roy. Soc.* 1905 B, lxxvi. стр. 548.

[40]

См. Бовери, *Ergebnisse ueb. d. Конституция* (1903), за самую последнюю защиту этой точки зрения. Однако он придает гораздо большее значение индивидуальности самих сегментов (стр. 2), чем фактическому материалу хроматина, который они содержат.

[41]

Тот факт, что именно путем митотического деления недифференцированные зародышевые клетки производят "дифференцированные" тканевые клетки организма высших животных, опять-таки несовместим с подобными теориями, главными защитниками которых были А. Вейсман и его ученики.

[42]

Временная пластогамия - это процесс, обнаруживаемый у некоторых фораминифер, когда два организма объединяются своими цитоплазмами, так что может произойти их полное смешение, в то время как ядра остаются отдельными: в конечном итоге они снова разделяются. При конъюгации инфузорий объединение цитоплазм представляет собой временную пластогамию (см. стр. [148](#) и далее).

[43]

См. рис. 9, 29, 31, 34 и др., стр. [54](#), [89](#), [95](#), [101](#).

[44]

Одним из очевидных эффектов формирования выводка является быстрое увеличение отношения поверхностной площади к общей массе: всего после трех делений (примечание на стр. [23](#)) это соотношение удваивается; если делений будет девять подряд, чтобы получить выводок в 512 особей, соотношение увеличивается в восемь раз, при условии, что цифра сохраняется. Однако выводковая материнская клетка обычно сферическая, в то время как зооспоры в основном удлинённые, что дает дополнительное увеличение поверхности, что мы можем соотнести с этой повышенной активностью; так что они распространяют виды, распространяясь далеко и широко, и оправдывая название "споры" в его примитивном смысле (от греческого σπεῖρω - разбрасываю [семя]).

[45]

Это состояние может быть длительным при сегментации яйцеклетки некоторых Высших животных, таких как *Peripatus* (Т. V., стр. 20). Очевидно, что это лишь вторичное и производное условие.

[46]

Обычным предшествующим моментом изменения состояния яйцеклетки является "оплодотворение" — ее конъюгация со сперматозоидом; но это не неизменно; и временное пребывание некоторых морских икринок в жидкости, содержащей другие вещества, помимо морской воды, может побудить яйцеклетку по возвращении в ее естественную среду обитания к сегментации и развитию. Это явление, получившее название "Химическое удобрение", было открыто Жаком Лебом в течение последних шести лет и уже стало предметом огромной литературы.

[47]

Смотрите статью Хартога у *представителя Brit. Acc.* 1896, с. 933, 1900, с. 786.

[48]

Обычно называемые "оплодотворением" или "сексуальным союзом" неадекватные и вводящие в заблуждение термины.

[49]

Подробнее см. Хартога, "Некоторые проблемы воспроизводства", *Кварта. Journ. Micr. Sci.* xxxiii. p. 1, xlvii. p. 583; и *Ann. Biol.* том iv. (1895) 1897; Э. Б. Уилсон, Ив Делаж и Хеннеги (ссылки на стр. 3, примечание); и за исключительно ясное и полное изложение процессов у простейших Арнольд Ланг, *Лерб. д. Вергль. Anat.* 2-е изд. Глава 2, "Простейшие", 1900.

[50]

Это явление, которое мы называли "экзогамией", распространено у протофитов; оно было четко продемонстрировано Шаудинном на фораминиферах и лопастном ризоподе *Trichosphaerium* (стр. 53, рис. 9) и Прингсхеймом на вольвоцине *Pandorina* (стр. 128, рис. 45). Это совершенно не зависит от дифференциации *бинарного* пола.

[51]

Другие виды сингамии, такие как кариогамия и пластогамия, мы обсудим ниже, стр. 69, 148; см. также стр. 30.

[52]

Смотрите Грубера в *Биологии. Centralb.* iv. p. 710, v. p. 137 (1884-6), в *сборнике. Фрейбург*, i. ii. 1886-7; Верворн (ссылка на стр. 16); Ф. Р. Лилли в *журнале. Морф.* xii. 1896, стр. 239; Нуссбаум в *арх. микр. Anat.* xxvi. 1886, с. 485; Бальбиани в "*Воспоминаниях зоол.*" Suisse, против. 1888, в *зоол. Anz.* 1891, стр. 312, 323, в *арх. Микрогр.* iv. v. 1892-3. О высших организмах особенно см. Т. Х. Морган, *Регенерация*, 1901.

[53]

Отсюда антисептические свойства таких ароматических спиртов, как фенол и тимол, и кислот, таких как салициловая кислота и т.д., а также их солей и сложных эфиров.

[54]

Часть спектра, которая используется при "голофитном" питании, - это красная или менее преломляемая половина, и особенно те лучи истинно красного цвета, которые поглощаются зеленым пигментом хлорофиллом, и поэтому дают темную полосу в красной части его спектра поглощения. Более преломляемая половина спектра, настолько активная для солей серебра, что обычно говорят, что она состоит из "химических лучей", не только неработоспособна, но и оказывает разрушающее действие на сами пигменты и даже на протоплазму. Хлорофилл присутствует во всех случаях, даже когда он более или менее модифицирован или замаскирован другими пигментами.

[55]

Подобным образом нити соединяют клетки колониального растения—жгутиконосца *Volvox*, проходя через толстую студенистую клеточную стенку (стр. [126-127](#), рис. 44).

[56]

Пигменты, растворимые в обычных растворителях жиров, таких как эфир, бензол, хлороформ и т.д.

[57]

Нам самим пришлось немало потрудиться, чтобы убедить интеллигентных людей с хорошим общим образованием, даже принадлежащих к ученой профессии, что это не так.

[58]

Доктор Х. Чарлтон Бастиан недавно поддержал противоположный тезис (*Природа и происхождение живой материи*, 1905), но не привел никаких доказательств, которые могли бы убедить кого-либо, знакомого с непрерывным изучением жизни низших организмов.

[59]

Термины "органOID", "органелла" были введены для обозначения определенной части протиста, специализирующейся на определенной функции; термин "орган" зарезервирован для аналогично специализированной группы клеток или тканей в многоклеточном организме или метафите. Мы не считаем, что это различие оправдывает введение новых слов в терминологию общей зоологии, какими бы удобными они ни были в эссе по конкретному рассматриваемому вопросу.

[60]

В особенности это относится к жгутиковым, протеомиксам и мицетозоям.

[61]

Лэнг различает "лобоподии", "филоподии" и "псевдоподии" в зависимости от их формы — тупые, нитевидные или анастомозирующие. В некоторых случаях протоплазма демонстрирует скользящее движение как единое целое без какого-либо отчетливого псевдоподия, как у *Amoeba limax* (рис. 1, стр. [5](#)), и псевдоподий может переходить в тонкий активный жгутик, который, однако, клейкий и служит для захвата добычи: такое часто встречается у *Lobosa Podostoma* и *Arcuothrix*, которые, возможно, являются двумя названиями одного вида или, по крайней мере, одного рода; и во многих случаях тонкий жгутик может быть прикреплен к псевдоподием можно свободно размахивать.

[62]

See Schewiakoff, "Ueb. d. Geograph. Verbreitung d. Сьюсвассерпротозоен", в *воспоминаниях. Acad. St. Petersburg.* серия 7, xli. 1893, № 8. Его взгляды применимы к большинству мельчайших водных организмов — животных, растений или протистов.

[63]

См. E. R. Lankester, статья. "Простейшие" в *Энциклопедии. Брит.* 9-е изд. (1885), перепечатано с дополнениями в "Зоологических статьях". Мы не можем согласиться с его первичным разделением на Corticata и Gymnomuxa, которое разделило бы жгутиковые и выделило бы грегарины из других споровидов.

[64]

На этом основании я отнес *парамебу* Greeff к криптомонадинам.

[65]

Отличия (1) от *фораминифер*; (2) от *гелиозоев*; (3) от *протеомиксов* и *споровидов*; (4) от *миксомицетов*; (5) от многих *фораминифер*.

[66]

Я не придерживался обычной классификации на Gymnamoebae и Thesamoebae в зависимости от отсутствия или присутствия теста (перфорированного одним или несколькими отверстиями) в активном состоянии, поскольку такой тест встречается у изолированных родов жгутиковых и инфузорий и, по-видимому, не имеет большого систематического значения.

[67]

Значение хромидий у Sarcodina (впервые отмеченное Шаудином у фораминифер) было полностью признано и обобщено Р. Хертвигом в *Arch. Protist.* i. 1902, стр. 1.

[68]

Столч у З. Висса. Зоол. lxviii. 1900, с. 625. Лилиан Вели, однако, приводит основания рассматривать их как белковый состав, *J. Linn. Soc. (Зоол.)* xxix. 1905, стр. 374 f. Они исчезают, когда *Pelomuxa* морят голодом или получают только белковую пищу.

[69]

Этот род содержит две голубовато-зеленые пластиды в форме сосисок, возможно, симбиотические цианофициевые водоросли.

[70]

Смотрите Лаутерборна у З. Висса. Зоол. lix. 1895, стр. 167, 537.

[71]

К. Шеель видел, как *Amoeba proteus* произвела выводок из 500-600 молодых амёб, которых он вырастил до полного размера (в *Festschr. f. Kupffer*, 1899).

[72]

Arb. Kais. Gesundheitsamte Berlin, xix. 1903.

[73]

Faune Rhizopodique du Bassin du Léman, 1902. См. также Кэш, *Британские пресноводные ризоподии и гелиозоа*, том i, Общество Рэя, 1905.

[74]

Чепмен, *Фораминифера*, Лондон, 1902; Листер, "Фораминифера" в *Трактате Ланкестера по зоологии*, часть первая, часть 2, 1903.

[75]

Отчеты челленджера (Зоол.), том ix. 1884.

[76]

В *угощении Ланкестера. Зоол.* часть i. фасц. 1. Другие классификации см. в работе Эймера и Фикерта *З. Висса. Zool.* lxxv. 1899; Рамблер в книге Ланга "*Простейшие*", 1901; и полный обзор родов и видов, "Систематический обзор последних ретикулоз" (только часть i.), в *Arch. Prot.* iii. 1903-4, стр. 181.

[77]

Типом рода Дюжардена *Gromia* является *G. oviformis* = *Hyalopus dujardinii*, M. Sch., который является одним из *Filosa*.

[78]

Этим удобным названием я обязан моему другу доктору А. Кемне из Антверпена.

[79]

Название *Foraminifera* использовалось для обозначения того факта, что камеры сообщались порами, а не трубчатым сифоном, как у *Nautiloidea* и *Ammonoidea* (Т. III. стр. 393, 396).

[80]

Что, вероятно, объясняет более раннюю неспособность Листера и самого Шаудинна заметить их сопряжение.

[81]

Рамблер, "Двойник " против *Орбитолитов* и . и. Фораминиферен" в *арх. Протист.* i. 1902, с. 193.

[82]

Предполагаемый архейский род *Eozoon*, основанный Карпентером и Доусоном на структурах, обнаруженных в нижнелаврентийских серпантинах (офикальцитах), и относящийся к непосредственной близости нуммулитов, был заявлен петрологами как имеющий чисто минеральную структуру; и недавние биологи признали это утверждение.

[83]

Возможно, состоит из того же белка, "акантина", который образует спикулы большей устойчивости в акантариях среди радиолярий (стр. 75, рис. 24, 25, A).

[84]

Такие деления на функциональные и abortивные сестринские ядра называются "редуцирующими делениями" и нередко при образовании парных клеток, особенно оосфер многоклеточных, где этот процесс называется созреванием яйцеклетки.

[85]

Помимо перечисленных Шаудинном родов, мы включаем *Dimorpha* Gruber (рис. 37, 5, стр. 112), *Mastigophrys* Frenzel, *Ciliophrys* Cienk. и *Actinomonas*, которые обычно относят к жгутиконосцам.

[86]

К. Брандт, в *арх. Prot.* i. 1902, стр. 59, рассматривает наличие спикул даже не как родовой момент и подразделяет Collodaria на два семейства — *Collida* (одиночные) и *Sphaerozoa*, колониальные, т.е. с многочисленными центральными коробочками.

[87]

Дрейер добавляет дополнительный отряд — *Sphaeropylida*, отличающийся базальной (или базальной и апикальной) пиломой.

[88]

Верворн показал, что *ядрышко талассиколлы* может, при удалении экзоплазмы из центральной капсулы, полностью регенерировать ее. Сначала нежная экзоплазма выделяет многочисленные тонкие расходящиеся псевдоподии, а у их оснований вновь образуется желе, которое уносит их дальше от центральной капсулы. См. *Общую физиологию* (англ. изд., 1899), стр. 379.

[89]

Пигмент исключительно стойкий, нерастворимый и не проявляет протеидной реакции. Боргерт утверждает, что он, по-видимому, образуется в оральной части эндоплазмы и проходит через астропил в эктоплазму, где накапливается. Вероятно, это продукт выделения, и его удержание может косвенно способствовать увеличению поверхности. See Borgert, "Ueb. die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien" in *Zool. Jahrb. Anat.* xiv. 1900, стр. 203.

[90]

Дрейер показал, что во многих случаях это может быть объяснено геометрическими соображениями. В. Геккер написал ценнейший отчет о биологических взаимоотношениях скелета радиолярий в *Jen. Zeitschr.* xxxix. 1904, стр. 297.

[91]

Зоол. Jahrb. Anat. xiv. 1900, стр. 203.

[92]

Порта описал размножение спорами и почкованием у *Acantharia*, *Rend. R. Ist. Ломб.* xxxiv. 1901 (бывший журнал *R. Micr. Soc.* 1903, стр. 45). У *Thalassophysa* и его союзников размножение зооспор, по-видимому, заменяется процессом, при котором центральная капсула теряет свою мембрану, удлиняется, становится многоядерной и в конечном итоге распадается на зародышеобразные части, каждая из которых присоединяет оболочку эктоплазмы, превращаясь в новую особь (см. *Arch. Prot.* том i, 1902).

[93]

Brandt, "Die Koloniebildenden Radiolarien," in *Fauna u. Flora des Golfes v. Neapel*, xiii. 1885, дает полный отчет о зооксантеллах и диатомовых водорослях и отмечает паразитизм *Hyperia*.

[94]

See Köppen in *Zool. Anz.* xvii. 1894, p. 417. О *Стихоломче* см. Р. Хертвига в *Йене. Zeitsch.* xi. 1877, p. 324; and Korotneff in *Zeitsch. vuss. Зоол.* li. 1891, стр. 613. Статья Боргерта о Dictyochidae находится в том же томе, стр. 629.

[95]

Большая часть Монеры Геккеля, описанной как безъядерная, принадлежит сюда. Было доказано, что некоторые из них являются зародышевыми и правильно помещены здесь; и все они требуют нового изучения.

[96]

Даже у ацистоспоридий есть серповидные зародыши (бласты) в организме насекомого-хозяина.

[97]

See Zopf, *Beitr. Nied. Org.* ii. 1892, стр. 36, iv. 1894, стр. 60, для сомнительного рода *Chlamydomуха*; Hieronymus, выделенный Дженкинсоном, в *Quart. J. Micr. Sci.* xiii. 1899; Penard, *Arch. Protocst.* iv. 1904, стр. 296.

[98]

Название "эталлий" теперь всегда используется в этом смысле.

[99]

Группа была опубликована Шретером в монографии Энглера и Прантля "*Семейство фланцев*", I. Teil, Abt. 1, 1897. Смотрите также монографию А. Листера о мицетозоях, 1894; Massee, Monog. о миксогастрах, 1893; сэр Эдвард и Агнес Фрай, *Мицетозои*, 1899; и Мэсси Макбрайд, *Североамериканские слизевики*, 1899.

[100]

Недавно было опубликовано несколько монографий группы, посвященных этой группе с систематической точки зрения, включая их отношение к хозяевам. Wasielewski, "Sporozoenkunde" (1896); Labbé, "Sporozoa" (in *Tierreich*, 1899). Книга Дофлейна "Protozoen als Parasiten und Krankheitserreger" (1901) содержит ценнейшую информацию о болезнях, вызываемых этими и другими простейшими хозяевами. Монография Минчина в "*Трактате Ланкестера по зоологии*", часть первая, часть 2 (1903), представляет собой полный отчет об этом классе и достойна восхищения во всех отношениях.

[101]

О его реакции см. Bütschli, *Arch. Protocst.* vii. 1906, с. 197.

[102]

Кутикула у родственных видов *Lankesteria*, форма которых приведена на стр. 95, перфорирована концевой порой, через которую прозрачная плазма саркоцита может выступать в виде псевдоподия.

[103]

Этот отчет взят из Куэно (в *Арх. биол.* 1900, с. 49), что подтверждает рассказ Седлецкого об этом процессе у родственного рода *Lankesteria* у быка. Акад. Краков, 1899. Предыдущее описание Уолтерса, приравнивающее процессы к процессам, происходящим у *Actinophrys*, эти авторы объясняют как результат несовершенной сохранности его материала.

[104]

См. стр. 120.

[105]

См. Caullery and Mesnil, "Речь. sur les Actinomyxidies", *Arch. Bot.* vi. 1905, стр. 272 f.

[106]

Léger, *Arch. Зоол. Exp.* с. 3, х. и с. 4, v. (1902-3); для полного обсуждения отношений ассоциации и спряжения у гregarин см. Woodcock в *Quart. Journ. Микр. наук.* л. 1906, стр. 61 ф.

[107]

А *Литобий* фигурирует в Т. V. стр. 45.

[108]

Схизонтные формы некоторых видов до того, как было четко выделено неизменное чередование шизогонии и спорогонии, рассматривались как "моногенные" роды под названиями *Eimeria*, A. Schn., и *Pfeifferella*, Labbé; в то время как те, у которых было ясно видно образование спор, содержащих серповидные образования, были названы

"дигеничными". Монография Лаббе "Die Sporozoen" в *Tierreich*, к сожалению, отсутствует. написано с этой точки зрения, которая уже стала сомнительной, а теперь доказана как ошибочная, главным образом трудами Шаудинна и Седлецкого.

[109]

Однако в крови индийской песчанки (*Gerbillus indicus*) был описан вид, завершающий половой процесс Вошь-носитель. Фигуру *Г. Эгунтия* можно найти в Т. X. (1902), стр. 475.

[110]

Нет разницы между комаром (маленькой мухой) и мошкой, оба названия применяются без разбора к тонкотелым двукрылым из группы Немосега, которые нападают на человека; кусаются только самки (см. Том VI. стр. 466-468).

[111]

Рассматривается Шаудином как состояние жгутиковой *трипаномы* (стр. [119](#) и далее).

[112]

В *litpe. Journ. Микр. науки*. xliv. 1901, с. 429.

[113]

Представляется, что клетки покоя, т.е. полумесяцы и соответствующие сферы у *Laverania* и *Наетатоеба*, могут задерживаться в селезенке и красном костном мозге в течение нескольких месяцев при кажущемся состоянии здоровья; и что они путем партеногенеза продуцируют спорозоиты и вызывают рецидивы, когда из-за ухудшения общего состояния возникают условия, благоприятные для нового спорулирования.

[114]

Леже и Дюбоск обнаружили, что *Sarcocystis tenella*, паразит, распространенный в мышцах овец (и редко встречающийся у человека), имеет конъюгацию и половой процесс, напоминающий таковой у *Stylorhynchus*, за исключением того, что сперматозоиды намного меньше яйцеклеток (C.R. 1902, i. p. 1148).

[115]

Предполагаемое микроядро определенных форм, по-видимому, является просто "блефаропластом" (см. стр. [19](#)); даже если оно имеет ядерное происхождение, как у *трипаномы*, оно не выполняет функции размножения, подобной микроядру инфузорий (см. стр. [115](#), [120](#) и далее).

[116]

Dimorpha теперь относят к Heliozoa (стр. [70](#)).

[117]

Т.е. напоминающий нитевидные водные водоросли.

[118]

Трихоцисты (см. стр. [142](#)) встречаются у некоторых хлоромонадных; а динофлагеллят *Polykrikos* обладает настоящими нематоцистами (см. стр. [131](#)).

^[119]
Полную монографию об этой семье см. у Х. Ломанна, в *Арх. Ф. Протистенкунде*, т. i. 1902, стр. 89.

^[120]
Делаж хорошо объяснил действие единственного переднего жгутика, который извивается непрерывной спиралью, подобно натянутой струне, намотанной вокруг головы; таким образом, он вызывает движение воды за пределы ее фактического диапазона, назад и наружу, поддерживаемое постоянным притоком сзади, который несет клетку вперед в то же время, когда она обязательно вращается вокруг своей оси. При наличии пары симметрично расположенных жгутиков они взаимодействуют подобно рукам пловца; когда второй жгутик односторонний, движения наиболее неустойчивы, как это наблюдается у бодонид (и зооспор многих хитридий, которые обладают большинством признаков жгутиконосцев, хотя обычно и не свойственны грибам).

^[121]
Красящим веществом является хлорофилл или какое-либо родственное ему красящее вещество. В желтой и коричневой формах дополнительный пигмент условно называется "диатомин", но его идентичность с диатомовыми водорослями ни в коем случае не доказана.

^[122]
Особенно у *Craspedomonadidae*, где также происходит поперечное деление. См. Рауля Франсе, "*Краспедомонадин*" (Буда-Пест, 1897).

^[123]
А также в "Монадах", описанных Даллинджером и Драйсдейлом, см. Выше.

^[124]
У *Cercomonas dujardinii*, *Polytoma uvella* и *tetramitus rostratus* гаметы напоминают обычные формы и изогамны. У *монаса даллингери* и *Бодо хвостатого* спяжение происходит между одним из видов обычной формы и размера и другим подобным, но меньшим. У *Dallingeria drysdali* одна имеет обычный размер и форму, другая равна по размеру, но имеет только один жгутик, а не три; у *Bodo saltans* они неодинаковы, более крупная гамета возникает обычным способом путем продольного деления, меньшая - путем поперечного. Последующие наблюдатели за границей поставили под сомнение достоверность результатов наших авторов; но я не могу найти никаких доказательств того, что они даже пытались повторить английские наблюдения в тех же самых крайне критических условиях, и поэтому считаю нападки пока неоправданными. Шаудинн наблюдал конъюгацию между особями *трихомонады*, которые потеряли свои жгутики и стали амебоидными; также у *Lambliа intestinalis* и у *трипаносомы* (*Halteridium*?) *ночные* (рис. 39) "Редукционные деления" (см. стр. 75, примечание 1) ядер происходят до слияния, и ядерные явления описываются как "сложные" (*Arb. Kais. Gesundheitsamte*, xx. 1904, p. 387). *Paramoeba eilhardii* во взрослом состоянии бесцветная, амебоидная, многоклеточная. Он образует выводковую цисту, из которой высвобождаются жгутиковые зооспоры с хроматофором, которые в этом состоянии размножаются продольным делением. Они также могут спягаться.

^[125]
В *P.R.S.* xxvii. 1878, стр. 332.

[126]

In *Z. wiss. Зоол.* л. 1893, стр. 353.

[127]

1. Teil, Abt. 1. a, 1900.

[128]

В *Chlorophyceae*, 1. Тейл, т. 2, 1897.

[129]

1. Teil, Abt. 1. b, 1896.

[130]

Помимо вышесказанного, Данджард в различных статьях в своем периодическом издании *Le Botaniste* рассматривал большинство групп, а Рауль Франсе опубликовал монографию о *Polytomeae* в журнале *Jahrb. wiss. Bot.* xxvi. 1894, стр. 295, и Укроп рода *Chlamydomonas* и др., его ближайших союзников, в указ. соч. xxviii. 1895, стр. 323.

[131]

Подробный обзор наших знаний о *трипаносомах* и их союзниках до 1 февраля 1906 г. см. в книге Вальдшнепа "Гемофлагелляты" в журнале *Quart. Journ. Микр. наук.* 1. 1906, с. 151.

[132]

Все еще существуют сомнения относительно интерпретации наблюдений Шаудинна.

[133]

Кварту. Journ. Микр. наук. xlv. 1902.

[134]

Замбезийский клещ заражает человека *трепонемой*, вызывая рецидивирующую лихорадку; другой вид встречается при тропической болезни "фрамбозия" ("фрамбезия" или "паранджи").

[135]

Заявлено Гезой Энцем и Раулем Франсе, что это происходит из-за спирального скручивания плазматической мембраны и похоже на конус, сформированный скручиванием бумаги, со свободными краями, перекрывающимися.

[136]

Обнаружен Лейди. Самое последнее описание этой группы см. у Грасси и Сандиаса в *Quart. Journ. Микр. наук.* xxxix. (рисунки) и xl. стр. 1 (текст), 1897.

[137]

Безценбергер привел аналитическую таблицу одиннадцати известных видов рода *Opalina* в *своде. Протист.* iii. 1903, стр. 138.

[138]

Такие движения, допускаемые совершенно гибкой, но твердой оболочкой, называются "метаболическими" или "эвгленоидными" в отличие от "амебоидных". Они также встречаются у многих споровидов.

[139]

Внутри которого часто обитает коловратка, *Proales parasita*, Том II. стр. 227.

[140]

У придаточных нет бороздки; две реснички расположены близко друг к другу, и одна закручена вокруг основания другой.

[141]

На *Enm. Inst. Tübingen*, i. 1883, p. 233.

[142]

Конъюгацию взрослых особей наблюдал Зедербауэр (*Ber. Deutsch. Ges.* xxii. 1904). Короткая соединительная трубка образуется при слиянии отростков обоих партнеров; их протоплазматическое содержимое встречается и сливается здесь с образованием сферической покоящейся споры, как у Сопряженных водорослей.

[143]

Согласно Бергу, *Поликрикос* имеет столько ядер, сколько бороздок, каждая из которых сопровождается одним или несколькими "микроядрами". Возможно, эти последние тельца являются просто блефаропластами в связи с поперечными жгутиками.

[144]

Engler and Prantl's *Pflanzenfamilien*, 1. Teil, Abt. 1, 1896.

[145]

Светящийся род, *Pyrocystis* (рис. 47), рассматриваемый Уивиллом Томсоном как цистофлагелляты, имеет целлюлозную стенку, рта нет, а в состоянии зооспоры имеет два жгутика в продольных и поперечных бороздках динофлагеллят.

[146]

Этот процесс носит характер телолецитальной сегментации в яйцеклетке многоклеточных.

[147]

См. Дофлейн в *зоол. Jahrb. Anat.* xiv. 1900, стр. 1.

[148]

Лондон, 1753, 402-403.

[149]

По этому поводу Хиксон назвал группу "Гетерокариотами" в *Трактовке Ланкестера. Зоол. i.* часть 1, 1903.

[150]

См. Baker, *Работа с микроскопом*, изд. 2, 1758.

[151]

Ценное *Руководство по инфузориям* Сэвилла Кента (1880-1882), в котором приведены названия каждого рода и описания каждого вида, известного на тот момент, включает в свой объем жгутиконосцев.

[152]

Порядки 1 и 2 вместе составляют *голотриху* Штейна; Бютчли рассматривает 3-6 -й как секции *спиротрохи*.

[153]

Правосторонний у всех, кроме *лихнофоры* и *спирохоны*.

[154]

Каждая мембранелла на самом деле представляет собой поперечно вытянутый овал, а под ней находится двойной ряд базальных гранул, соответствующих отдельным ресничкам, которые ее составляют. Аналогично, волнистые мембраны имеют один ряд базальных гранул.

[155]

Хвостоподобные придатки обнаружены у *скафиодона*, а также у *дистерии* и ее союзников (*Gymnostomaceae*), *Уроцентра* (*Aspirotrichaceae*), *Дискоморфных* и *Ценоморфных* (*Heterotrichaceae*). В первых двух и последних двух случаях они являются продолжениями тела; в третьем - совокупностью ресничек. Одна или несколько длинных хвостовых сетевидных ресничек присутствуют у родов *Lembadion*, *Pleuronema*, *Cyclidium*, *Lembus*, *Cinetochilum*, *Ancistrum* и *Uronema*; все они используются для изготовления прыгающих дротиков. Пучки ресничек исключительного характера часто служат для временного прикрепления. Ножка (или, по крайней мере, ее наружная трубка) *Peritrichaceae*, по-видимому, представляет собой хитиновое выделение зоны таких ресничек. Форе-Фреме называет такую зону или кольцевую щетку "скопулой" ("Структура. de l'app. fixateur chez les Vorticellides," *Arch. Protist.* vi. 1905, стр. 207). Для обсуждения более тонкой структуры ресничек у инфузорий и механизма их действия см. Schuberg, *Arch. Protist.* vi. 1905, стр. 61.

[156]

См. Митрофанова "О трихоцистах ... *Парамеция*", *Арх. Протист.* v. 1904, стр. 78.

[157]

"Нейрофановые" фибриллы Нерешеймера, *арка. Протист.* ii. 1903, стр. 305 и далее.

[158]

Иногда количество афферентных каналов ограничено пятью (*парамеции*) или даже одним. Может быть одна или несколько сократительных вакуолей, и в последнем случае разные вакуоли имеют независимый ритм.

[159]

Именно из таких убедительных случаев был сделан вывод об универсальном характере выделений на поверхность у остальных протист, обладающих этим органом.

[\[160\]](#)

Gruber (*Ber. Ges. Freib.* 1888) показал, что у нескольких морских инфузорий мегануклеус представлен огромным количеством мельчайших гранул, рассеянных по эндосуге, которые при приближении к делению объединяются в одно мегануклеус. Поскольку на этой стадии появляется соседнее микроядро, он делает вывод, что микроядро также должно быть разделено в промежуточный период жизни клетки на гранулы, слишком маленькие для распознавания при максимально возможном увеличении, и что затем они должны слиться.

[\[161\]](#)

У своеобразных Peritrichan *Spirochona* деление мегануклеуса является гораздо более сложным процессом, чем обычно, и напоминает процесс недифференцированных ядер многих ризопод (см. Rompel в *Z. wiss. Зоол.* lviii. 1894, стр. 618). *Опалина* не имеет ни рта, ни заднего прохода, ни сократительной вакуоли, но имеет большое количество похожих ядер, которые делятся настоящим митотическим процессом, подобно микроядрам. Мы отнесли его (стр. [114](#), [123](#)) к жгутиковым, следующим за Trichonymphidae.

[\[162\]](#)

За исключением Opalinopsidae, которых обычно называют "Opalinidae"; но которые не могут сохранить последнее название после отнесения рода *Opalina* к жгутиковым.

[\[163\]](#)

Филолог. *Пер.* clxxxv. 1895, стр. 355 ф.

[\[164\]](#)

Арх. *Зоол. Опыт.* (2) vi. vii. 1888-1889.

[\[165\]](#)

Калкинс недавно обнаружил, что жизнеспособность в течение цикла ритмична, с чередованием более и менее частых сокращений при одном и том же наборе условий; и что незначительные дозы мясного чая или различных минеральных солей не только поддерживают более высокий уровень, но даже предотвращают старение. Незначительные дозы алкоголя поддержат более высокий уровень, но не предотвратят старение. Он считает, что обобщения Маупаса во многих отношениях слишком огульны (*Arch. Entw.* xv. 1902, стр. 139). Но доктор Джеймс Ю. Симпсон сообщает мне, что было обнаружено, что возможность стимулирующей регенерации ограничена. См. также Калкинс и Либ, *Арх. Прот.* i. 1902, стр. 355.

[\[166\]](#)

Как следует из заключения Хиксона о продлении союза.

[\[167\]](#)

Когда в начале есть два или более микроядер, все они подвергаются первым двум делениям, но только одно подвергается третьему.

[\[168\]](#)

Zeitschr. wiss. Зоол. xxxiii. 1880, стр. 439.

[\[169\]](#)

Безценбергер дал ключ к описанию видов этих двух родов в *своде. Прот.* iii. 1903, стр. 149, 157.

[170]

Мы отмечаем, что *Лакримария* продолжается спереди в длинную, тонкую гибкую "шейку" с ротовым окончанием. Это лебедеподобное телосложение "имитируют" *Dileptus* и *Lionotus*, у которых шея, подобно простомииуму червей, является простым продолжением передней части тела выше и за пределами рта; все трое плавают с особой грацией. *Trachelius* (рис. 56) имеет отчетливую чашевидную присоску позади рта и примечателен, как и *Loxodes*, разветвленным расположением своей эндосуги.

[171]

Пигмент этого вида был исследован и описан Ланкестером под названием "синий стенторин" (*Кварт. Journ. Микр. наук.* xii. 1873).

[172]

Полный отчет о *Caenomorpha*, *Metopus* и родственных формах см. в Levander, *Beitr. z. Kenntn. einiger Ciliaten*, Dissert. Гельсингфорс, 1894.

[173]

Torquatella typica, описанная Ланкестером как обладающая непрерывной волнистой мембраной для своего перистомиального венка, идентифицирована Бютчли как *стромбидиум*, обладающий исключительно крупными мембранеллами.

[174]

За пределами основного венка находится еще один из тонких ресничек ("пароральный"), выступающий под углом.

[175]

Покрыт довольно рыхлой бесструктурной мембраной (сарколеммой), которая при сокращении мышцы сморщивается по спирали. Я не могу подтвердить наблюдения Гезы Энца, принятые Калкинсом и Делажем.

[176]

Из состава целлюлозы (Halliburton, в *кварт. Journ. Микр. наук.* xxv. 1885, стр. 445).

[177]

Как и у гипотрихана *Kerona polyporum*.

[178]

У *Гипокомы* и *Суктореллы*.

[179]

В данном случае обломки живой добычи, разорванной *циклопами*, на которых они живут.

[180]

Спиральный гребень, изображенный Хертвигом (рис. 61, 1. с), вероятно, неверно отражает эту структуру, чрезвычайно мелкую у всех родов, кроме *Choanophrya*.

[\[181\]](#)

У *хоанофрии* я не смог найти ни одной поры и считаю, что образование почек происходит строго эндогенно.

[\[182\]](#)

См. *Кварту. Journ. Micr. Sc.* xlv. 1902, стр. 325.

[\[183\]](#)

В журнале. *Колл. Sc. Япония*, х. 1896.

[\[184\]](#)

Étude monographique sur le groupe des Tentaculifères, Ann. Soc. Белгородский микрорайон. xxiv.-xxvi. 1901.

[\[185\]](#)

Профессору У. Дж. Солласу, доктору медицинских наук, F.R.S., который взялся написать главы о Porifera, когда работа только планировалась, Автор и редакторы в долгу перед ним за любезную помощь в чтении и критике этой статьи.

[\[186\]](#)

Раритеты, принадлежащие Королевскому обществу, сохранившиеся в Грэшем-колледже, 1686 год.

[\[187\]](#)

Травяной сбор Джерарда, дополненный и переработанный Томасом Джонсоном, 1636, стр. 1587.

[\[188\]](#)

Фил. Пер. lv. стр. 280.

[\[189\]](#)

Histoire Phys. de la Mer, 1725.

[\[190\]](#)

Mem. Boston Soc. i. 1867, стр. 305.

[\[191\]](#)

Zeitschr. wiss. Zoол. xxxi. 1878, стр. 262.

[\[192\]](#)

Ann. Mag. Nat. История. (5) xiii. 1884, стр. 381.

[\[193\]](#)

Кварту. Journ. Микр. наук. xxiv. 1884, с. 612.

[194]

Название было придумано доктором Флемингом из χάλιξ "Силекс" и χόνδρος "хрящ", и как этих корней может дать только *Chalic-chondria* неудивительно, что те, кто не указанных доктор Флеминг отчетность Деривация ἄλς "море", и χόνδρος.

[195]

Монография о британских губках, том iii. pl. xxxix.-xl. О пересмотре номенклатуры в этой монографии см. Ханич, *Т.Р. Ливерп. Биол. соч.* viii. 1894, с. 173.

[196]

Journ. Физиол. ix. 1888, стр. 1.

[197]

Соллас, *Энн. Маг. Физ. История.* (4) хх. 1877, р. 285; Bütschli, *Zeitschr. f. wiss. Зоол.* XIX. 1901, с. 236.

[198]

Минчин, "Губки" в "*Трактате по зоологии*" под редакцией Э. Рэя Ланкестера, стр. 87. См. Также Bidder, *Proc. Roy. Soc.* li. 1892, стр. 474.

[199]

Зоол. Jahrb. Anat. vii. 1894.

[200]

Материалы для изучения вариации, 1894, стр. 30.

[201]

Арх. Зоол. Прил. (2) х. 1892, стр. 345-498. Об общем вопросе адгезии видов см. Bowerbank, *Brit. Асс. Респ.* 1857, стр. 11, который цитирует Гранта как первого, кто наблюдал это явление.

[202]

Кварту. Journ. Микр. науки. xxii. 1882, с. 229.

[203]

Но посмотри на Гэмбла и Кибла, *Кварт. Journ. Micr. Sci.* xlvii. 1904, стр. 363, которые показывают, что различные зеленые животные действительно обязаны своим цветом "водорослям", хотя заражение "водорослями" трудно обнаружить, потому что оно происходит посредством бесцветных клеток. См. также *Зоохлорелла*, на стр. [126](#).

[204]

Соллас, *Дублин, округ Колумбия.* (2) iii. 1884, стр. 87.

[205]

Свод. Naturg. lix. 1893, стр. 246.

[206]

Weltner, *Blatt. Аквариум. Fr.* vii. 1896, стр. 277, и "Spongillidenstudien", *Арх. Naturg.* ii. 1893, р. 271.

[207]

Эванс, *Кварту. Journ. Микр. науки.* xlv. 1900, с. 72.

[208]

Ann. Mag. Nat. История. (2), x. 1882, стр. 365.

[209]

P. Ac. Philad. 1887, стр. 158-278.

[210]

Эванс, *Кварту. Journ. Микр. науки.* xlii. 1899, с. 363.

[211]

Francé, *Organismus der Craspedomonaden*, Budapest, 1897, р. 217.

[212]

Соллас, *Британская энциклопедия*, арт. "Губки", 1887.

[213]

Соллас, *Энн. Маг. Физ. История.* (5) iii. 1879, стр. 23; *Отчет претендента*, том xxv. пт. lxiii. 1888, стр. lii.

[214]

Минчин, *Трактат Ланкестера по зоологии*, часть ii. 1900.

[215]

Минчин, *цит. по:* стр. 110.

[216]

Претендент, *Кварта. Journ. Micr. Sci.* xxxii. 1891, стр. 631, и Минчин, *Кварта. Journ. Микр. науки.* xxxiii. 1892, с. 266.

[217]

Минчин, *Трактат Ланкестера по зоологии*, стр. 30.

[218]

Восмаер и Пекельхаринг, *Верх. Ак. Амстердам*, (2) vi. 3, 1898, стр. 1.

[219]

"Денди", *Кварта. Journ. Микр. наук.* xxxv. 1894, с. 230.

[220]

Maas, *Zeitschr. vuss. Зоол.* lxvii. 1899-1900, стр. 215.

[\[221\]](#)

"Die Kalkschwämme," 1871.

[\[222\]](#)

Dendy. *цит. по изданию*. стр. 159.

[\[223\]](#)

Кварту. Journ. Микр. науки. xxxvi. 1894, стр. 127.

[\[224\]](#)

Doederlein, *Zool. Jahrb. Abth. Anat.* x. 1896, стр. 15, стр. ii. и iii.

[\[225\]](#)

Хинде, *Кварту. Journ. Геол. соц.* lvi. 1900, стр. 50.

[\[226\]](#)

Хинде, *Tr. R. Micr. Soc.* 1904, стр. 3.

[\[227\]](#)

Почта, *Булл. Акад. Воһète*, 1903.

[\[228\]](#)

Дж. Дж. Листер в "*Зоологических результатах*" Уилли, п. iv. 1900, стр. 459.

[\[229\]](#)

Mét. Soc. Zool. Франция, 1896, с. 119.

[230]

Арх. Зоол. Опыт. (3) iii. 1895, p. 561, pl. xxiii.

[231]

F. E. Schulze, *Challenger Monograph*, xxi.

[232]

Chun, "Aus den Tiefen des Weltmeeres," 1900, p. 481.

[233]

Шипли, "Фауна Антарктических регионов". См. также стр. [216](#).

[234]

J. Coll. Япония, xv. 1901, стр. 128, 147, 190.

[235]

Фауна Арктики (Ремер и Шаудинн), i. 1900, стр. 84; и *Sitzb. Akad. Берлин*, 1899, стр. 98.

[236]

Соллас, *Кварта. Journ. Геол. соц.* 1880, с. 362.

[237]

Кварту. Journ. Геол. соц. xl. 1884, стр. 795.

[238]

"Монография о британских ископаемых губках", *Палеонтология. Соч.* xl. и xli. 1887 и 1888гг.

[239]

Соллас, *Монография Челленджера*, xxv. 1888.

[240]

Морские исследования в Южной Африке, i, 1902, стр. 224.

[241]

Ср. Соллас, *Британская энциклопедия*, 1887, ст. "Губки" и Шраммен, *Mitt. Mus. Hildesheim*, 14, 1901.

[242]

Соллас, *Кварта. Journ. Геол. соч.* xxxiii. 1877, с. 790.

[243]

Ридли и Денди, *Монография Челленджера*, 1887 год.

[244]

Там же. стр. 262; ср. также стр. [197](#).

[245]

Quart. J. Micr. Sci. xli. 1901, стр. 477.

[246]

Loisel, *J. de l'Anat. et Phys.* xxxiv. 1898, стр. 1.

[247]

Р. В. Ленденфельд, *Acta Ac. Немецкий.* lxi. 1896, стр. 22.

[248]

Отчет челленджера, lix. 1887, стр. 214.

[249]

Топсент, *Описательная зоология*, i .; также Котт, *C. R. Soc. Биология. Париж*, 1902, стр. 638-639.

[250]

Верхний посыл, *Арх. Зоол. Пример.* (3) viii. 1900, с. 36.

[251]

Соллас, *Монография Челленджера*, xxv. пт. lxiii. 1888, стр. lxxxix.

[252]

Верхний посыл, *Арх. Зоол. Пример.* (3) viii. 1900, с. 226. Описание некоторых очень примечательных структур, называемых диафрагмами у *Cliona mucronata* и *C. ensifera*, см. в Sollas, *Ann. Mag. Нац. История.* (5) i. 1878, стр. 54.

[253]

Р. фон Ленденфельд, *Монография о рогатых губках*, 1889, стр. 831.

[254]

Ср. Минчин в *Трактате* Э. Рэя Ланкестера, стр. 77.

[255]

Maas, *Zool. Центральный банк.* v. 1898, стр. 581.

[256]

Арх. Зоол. Опыт. viii. 1879, стр. 59.

[257]

"Биологические лекции, Холл Вуда", 1894, стр. 43.

[258]

F. E. Schulze, *Zool. Anz.* ii. 1879, стр. 636.

[259]

Maas, *Zeitschr. vuss. Зоол.* lxx. 1901, с. 263.

[260]

Маас, документ. цит. по стр. 284.

[261]

J. Coll. Япония, xv. 1901, стр. 180.

[262]

Перкинс, *Университет Джона Хопкинса. Circ.* xxi. 1902, стр. 87.

[263]

Подробнее об этом интересном процессе см. Minchin, *Quart. J. Micr. Sci.* xl. 1898, стр. 469.

[264]

Maas, *Zeitschr. wiss. Zool.* lxvii. 1900, с. 225.

[265]

Maas, *SB. Ak. München*, xxx. 1900, p. 553, and *Zeitschr. wiss. Zool.* lxx. 1901, стр. 265; см. также Sollas, *Ann. Mag. Nat. История.* (5) ix. 1880, стр. 401.

[266]

Соллас, *Монография Челленджера*, xxv. 1888, стр. xlv.

[267]

Соллас, *там же*. стр. 13 и 34, pl. v.

[268]

Zeitschr. wiss. Zool. liii. 1891, стр. 294.

[269]

И. Соллас, *П. Зоол. Соч. Лондон*, ii. 1902, стр. 215.

[270]

Соллас, *Энн. Маг. Физ. История.* (5) ix. 1880, стр. 402.

[271]

Бауэрбанк, а также Восмаер и Пекельхаринг, *Верх. Ак. Амстердам* (2) vi. 3, 1898.

[272]

J. Coll. Япония, xv. 1901, стр. 193.

[273]

Восмаер и Пекельхаринг, *Верх. Ак. Амстердам*, 1898.

[274]

См. Bidder, *P. Camb. Soc.* vi. 1888, стр. 183; Соллас, *Монография Челленджера*, xxv. 1883, стр. xviii-xxi.; и Восмаер и Пекельхаринг, *лок. цит.*

[275]

Картер и Либеркюн в 1856 году, Геккель в 1872 году, Мечников в 1879 году и многие более поздние работники.

[276]

Die Kalkschwämme, 1872, i. p. 372.

[277]

Ж. Анат. Физиол. 1898, стр. 1, 6, 234.

[278]

Mém. Ac. St. Pétersb. (7) xxvi. 1878, стр. 10.

[279]

Соллас, *Отчет претендента*, xxv. пункт lxiii. p. lxxxviii.

[280]

Vergl. Physiologie d. niederen Thiere, 1903, p. 441.

[281]

Для получения дополнительной информации см. Циттель, *Lehrbuch der Palaeontologie*, и Феликс Бернар, *Элементы палеонтологии*, 1894.

[282]

Для получения дополнительной информации см. Соллас, "Формирование кремней", в *"Эре Земли"*, 1905, стр. 131.

[283]

Wiley's Zool. Результаты, пт. ii. 1899, стр. 127.

[284]

Мурбах, *Архив Ф. Натург.* lx. Bd. i. 1894, стр. 217.

[285]

Г. Х. Гросвенор, *профессор Рой. Соч.* lxxii. 1903, с. 462.

[286]

Х. Юнг, *Морф. Jahrb.* viii. 1881, с. 339.

[287]

Verh. Ver. Рейнланд, xlix. 1893, стр. 13, 14, 40, 41.

[288]

О развитии хитиновой оболочки см. A. Brauer, *Zeitschr. f. wiss. Зоол.* лии. 1891, стр. 9.

[289]

Trembley, *Mémoires pour servir à l'Histoire d'un genre de Polypes d'eau douce*, 1744.

[290]

Дж. Вагнер, *Кварта. Journ. Микр. науки*. xlviii. 1905, с. 589.

[291]

См. стр. [126](#).

[292]

Было обнаружено, что бледная гидра Бердсли очень губительна для мальков чернопятнистой форели в Колорадо, рыба США. Респ. Булла. 1902, стр. 158.

[293]

Рисунки *протогидры* см. Чун, ТьеррайхБронна, "Кишечнополостные", 1894, Bd. ii. pl. ii.

[294]

Sitzber. Ges. naturf. Freunde Berlin, ix. 1894, p. 226.

[295]

М. Уссов, *Морф. Jahrb.* xii. 1887, p. 137.

[296]

Этот организм обычно описывается как гриб (*Achlya*), но, вероятно, это зеленая водоросль. См. Дж. Э. Дюрден, *Булл. Амер. мусульманин. Нац. Hist.* xvi. 1902, p. 323.

[297]

Библия. Univ. de Genève, Arch. des Sciences, v. 1859, p. 80.

[298]

Филолог. Пер. cxlvii. 1876, стр. 117.

[299]

С. Дж. Хиксон, *зоопарк Уилли. Результаты*, пт. ii. 1899, стр. 127.

[300]

Кварту. Journ. Микр. науки. xlii. 1899, с. 341.

[301]

"Гимнобластические гидроиды", *Общество Рэя*, 1871, стр. 359.

[302]

Хинкс, *Британские гидроидные зоофиты*, 1868, с. 74.

[303]

Ann. Mag. Nat. История. (6) x. 1892, стр. 207.

[304]

Фоукс, *Бык. Муз. Сост. Зоол.* xiii. 1887, с. 224.

[305]

Hartlaub, *Wiss. Meeresunt. deutsch. Mus. v. Kile* N.F.I. 1894, стр. 1.

[306]

Carter, *Ann. Mag. Nat. История*. (4) xix. 1877, с. 44; (5) i. 1878, с. 298.

[307]

Аберрантный род *Hypolytus* (стр. [262](#)) может принадлежать к этому семейству.

[308]

Спенсер, *Пер. Рой. Соц. Победа*. 1892, стр. 8.

[309]

Journ. Сборник научных трудов. Токио, xiii. 1900, стр. 235 (с красивой цветной иллюстрацией).

[310]

Указ. Соч. Зоол. Соч. 1897, стр. 818.

[311]

Zeitschr. f. wiss. Зоол. lxiii. 1898, стр. 489.

[312]

Кварту. Journ. Микр. науки. xlv. 1902, стр. 1.

[313]

Зоол. Центральный блок. x. 1903, стр. 27.

[314]

Обсуждение происхождения полисифонического стебля у *Calyptoblastea* см. в Наттинге, "Американские гидроиды", *Специальный бюллетень Смитсоновского института*, 1900, стр. 4.

[315]

Цит. по: стр. 33.

[316]

Термин "саркостиль" обычно применяется к дактилозооиду калиптобластеи.

[317]

Пер. Рой. Соц. Виктория, 1890, стр. 121.

[318]

См. С. С. Наттинг, *Отчет Национального музея США*, XXI. 1899, стр. 747.

[319]

Э. Т. Браун, *Музеи Бергена в Арабоге*, 1903, iv. стр. 18.

[320]

Cf. Schepotieff, *Neues Jahrb. f. Mineralogie*, 1905, ii. pp. 79-98.

[321]

С. Дж. Хиксон и Х. Ингленд, *Сибога Экспед.* viii. 1904, с. 26.

[322]

"История жизни гидромедуз", *Мем. Бостонское общество.* iii. 1885, стр. 359.

[323]

Journ. Морф. xi. 1895, стр. 493.

[324]

Х. Ф. Перкинс, *профессор. Акад. нац. наук. Фил.* Ноябрь 1902 г., стр. 773.

[325]

Э. Т. Браун, *Труды. Зоол. Соч.* 1896, с. 495.

[326]

Юбилейный том Марка, Нью-Йорк, 1903, стр. 1.

[327]

К. Вейни и А. Конте, *Зоол. Anz.* xxiv. 1901, стр. 533.

[328]

С. Гото, *l.c.*

[329]

Г. Х. Фаулер, *Кварта. Journ. Микр. науки.* xxx. 1890, с. 507.

[330]

Limnospida недавно был обнаружен Баджеттом в реке Нигер. См. Browne, *Ann. Nat. История.* xvii. 1906, стр. 304.

[331]

"Проблема Танганьики", 1903, стр. 298.

[332]

Ср. Буленджер, Обращение президента к Секции D Британской ассоциации (Кейптаун, 1905).

[333]

С. Hartlaub, *Verhandl. Deutsch. Зоол. Гэс.* 1896, стр. 3.

[334]

Abh. Senckenb. Ges. xvi. 1891, p. 44.

[335]

Этот газ часто называют воздухом. Газ, содержащийся в пневматофоре из *Физалии*, был проанализирован Шлессингом и Ричардом, *C. R.* сxxii. 1896, стр. 615, и установлено, что он состоит из CO₂, 1,7 частей, O 15,1, азота и аргона, 83,2.

[336]

Химический состав вещества, называемого здесь "хитин", точно не определен. Анализ двух образцов мочевых пузырей *Veleva* дал содержание азота 9,71 и 10,35%, что выше, чем в хитине, и ближе к содержанию азота в мушине.

[337]

Зоол. Jahrb. Дополнение. 1904, с. 347.

[338]

Университет Джона Хопкинса. Ок. х. 1891, стр. 91.

[339]

К. Чун, *Абх. Сенк. Нац. Геш. Франкфурт*, XVI. 1891.

[340]

Брукс и Конклин, *Университет Джона Хопкинса. Около х.* 1891, № 88.

[341]

К. Э. Борхгревинк, "Первый на Антарктическом континенте", 1901, стр. 227.

[342]

М. Дж. Делап, *ирландский натуралист*, х. 1901, стр. 27.

[343]

Э. В. Л. Холт, *Отчет о морском и внутреннем рыболовстве Ирландии за 1902 год*, часть ii. 1903, стр. xvi.

[344]

Ф. У. Гэмбл. См. Э. Т. Брауна, *профессор Рой. Ирландский академик.* 1900, с. 735.

[345]

Бык. Муз. Сост. Зоол. xxxii. 1, 1898.

[346]

ἀκαλήφη = крапива.

[347]

Биометрика, 1901, стр. 90.

[348]

К. Кишиневе, *Зоол. Jahrb. Система.* xii. 1899, стр. 206.

[349]

Для обсуждения этой взаимосвязи читателя отсылают к Goette, *Zeitschr. vuss. Зоол.* lxiii. 1897, стр. 360, и Карлгрен, *Зоол. Anz.* xxii. 1899, стр. 31.

[350]

См. примечание ^[347]выше.

[351]

Э. А. Минчин, *Учебник. Зоол. Соч.* 1889, стр. 583.

[352]

Хорошие иллюстрации этого см. в книге сэра Дж. Дэлиелла "Редкие и замечательные животные Шотландии", том i, 1847, pll. 13, 14, 18, 19, 20.

[353]

Archiv. Mikr. Anat. xiii. 1877, с. 795.

[354]

Агассис и Майер, *Память. Муз. Сост. Зоол.* xxvi. 3, 1902, с. 153.

[355]

Ф. С. Конант, *член-корреспондент. Университет Джона Хопкинса.* iv. 1, 1898.

[356]

Кишинева, *Журнал. Колл. наук. Токио,* xvii. 7, 1902.

[357]

Обсуждение классификации этого порядка происходит у Ванхоффена ", - сказал Акраспед. *Med. d. deutschen Tiefsee Expedition,*" iii. 1902, p. 49.

[358]

Peripheryllidae составляют отряд Геккеля Peromedusae.

[359]

Стадия развития до образования подзатыльниковой полости, но после образования первых щупалец, рассматривается как гомологичная стадии сцифистомы у других сцифоз.

[360]

"Сибоба" Ускоряется. *Понедельник.* xi. 1903.

[361]

Proc. Roy. Ирландская академия. 3-я сер., 1900, стр. 735.

[362]

Ср. Дарвин, *Путешествие "Бигля",* глава v.

[363]

Хиксон, К. *Акад. Мокрые. Амстердам, 1905 год.*

[\[364\]](#)

Дж. Х. Эшворт, *профессор Рой. Соч.* lxiii. 1898, стр. 443.

[\[365\]](#)

Кварту. Journ. Микр. науки. xli. 1899, с. 521.

[\[366\]](#)

Цитируется Хиксоном, *Морские исследования, Южная Африка*, iii. 1904, стр. 215.

[\[367\]](#)

Г. К. Борн, *Филолог. Перевод. Рой. Соч.* clxxxvi. 1895, Б. с. 464.

[\[368\]](#)

Цитируется Маршаллом, *Обаном Пеннатулидой*, 1882, стр. 49.

[\[369\]](#)

Кварту. Journ. Микр. науки. xlix. 1905, с. 327.

[\[370\]](#)

Corallium nobile, по-видимому, является исключением из этого правила, поскольку утверждается, что колонии и даже отдельные зооиды иногда бывают гермафродитами. Лаказ Голландье", *Hist. Nat. du Corail*," 1864, p. 127.

[\[371\]](#)

G. Lindström, *Handl. k. Svensk. Veterinar. Akad.* xxxii. 1899.

[\[372\]](#)

Дж. У. Грегори, *профессор Рой. Соч.* lxvi. 1899, стр. 291.

[\[373\]](#)

Г. К. Борн, *Трактат Ланкестера по зоологии*, пт. ii. 1900, "Антозои", стр. 26.

[\[374\]](#)

Э. М. Пратт, *Фауна и география. Мальдивский архип.* ii. pt. i. 1903, стр. 516.

[\[375\]](#)

Зоол. Анз. xxix. 1905, стр. 263.

[\[376\]](#)

С. Дж. Хиксон, *Фауна и геогр. Мальдивский архип.* ii. pt. i. 1903, стр. 495.

[\[377\]](#)

Хиксон, К. *Акад. Мокрые. Амстердам, 1905 год.*

[378]

Journ. Imp. Рыба. Бюро, Токио, xiv. 1, 1904.

[379]

Китахара, *Журнал. Имп. Рыба. Бюро*, Токио, xiii. 3, 1904.

[380]

Джонсон, *Прок. Зоол. Соч.* 1899, с. 57.

[381]

Хиксон, *Природа*, lxxiii. 1905, стр. 5.

[382]

Морофф, *Зоол. Jahrb. Система.* xvii. 1902, с. 404.

[383]

Ридли, *Прок. Зоол. Соч.* 1882, с. 231.

[384]

Для пересмотра этого семейства см. Versluys, *Siboga Expedition*, xii. 1902.

[385]

Юнгерсен (*Датская экспедиция Ингольфа*, Пеннатулида, 1904) показал, что это правильная номенклатура областей рахиса. Почти все другие авторы описывают дорсальную сторону как вентральную, а брюшную - как спинную.

[386]

С. Дж. Хиксон, *Отчет Британской ассоциации* (Собрание в Саутпорте), 1903, стр. 688.

[387]

Маршалл, *Пер. Рой. Соч. Эдинб.* xxxii. 1883, стр. 143.

[388]

Румпиус, *Амбоинская архивная камера*, 1741, стр. 64.

[389]

Дарвин, *Кругосветное путешествие натуралиста*, 1845, стр. 99.

[390]

Будет описано в предстоящем отчете о Pennatulidae экспедиции "Сибоба".

[391]

Зоол. Анз. xxv. 1902, стр. 302.

[392]

Форот, *Арх. Зоол. Опыт.* 3-я сер. iii. 1895, стр. 71.

[393]

Дюрден, *член-корр. Акад. Вашингтон*, 3-я сер. viii. 1902.

[394]

Дюрден, *л.с.* стр. 436.

[395]

М'Интош, "Морские беспозвоночные и рыбы Сент-Эндрюса", 1875, стр. 37, 38.

[396]

М'Интош, "Ресурсы моря", 1899, стр. 10, 129.

[397]

Х. Прухо, *Арх. Зоол. Опыт*. 2-я сер. ix. 1891, стр. 247.

[398]

Дюрден, *член-корр. Акад. Вашингтон*, viii. 1902, стр. 437.

[399]

Эшворт и Аннандейл, *Труды Роя. Сокр. Edinb.* xxv. 1904, стр. 11.

[400]

О недавних экспериментах в этом случае читайте в готовящейся к публикации статье Дж. Э. Дердена (*P.Z.S.*).

[401]

Сэвилл Кент, "Большой барьерный риф", Лондон, 1893, стр. 145.

[402]

О. Карлгрен, *биолог. Centralbl.* xxi. 1901, р. 480.

[403]

Сэвилл Кент, "Большой барьерный риф", 1893, стр. 144.

[404]

А. К. Хэддон, *Пер. Рой. Дубл. Соч.* iv. 1889, стр. 325.

[405]

Г. Х. Фаулер, *Кварта. Journ. Микр. науки.* xxix. 1888, с. 143.

[406]

Для общего описания мадрепорарного скелета см. Ogilvie, *Phil. Пер. Roy. Соч.* clxxxvii. В. 1896.

[407]

Н. М. Bernard, *Ann. Mag. Nat. История.* (7) xiii. 1904, стр. 1.

[408]

"Отчет о результатах дноуглубительных работ на банке Макклсфилд", *Отчет Адмиралтейства*, 1894г.

[409]

Ч. Дарвин, *Коралловые рифы*, 3-е издание, 1889, стр. 125.

[410]

Подробнее об этих исследованиях читайте в "Атолле Фунафути", *Лондонское королевское общество*, 1904.

[411]

Для получения дополнительной информации см. J. Stanley Gardiner, *Фауна и география Мальдивских и Лаккадивских архипелагов*, том i. пт. ii. 1902, стр. 172.

[412]

Сэвилл Кент, "Большой барьерный риф", 1893, стр. 185.

[413]

Дюрден, *Мет. Ас. Вашингтон*, viii. 1902, стр. 550.

[414]

Х. М. Бернارد, *Журнал. Linn. Soc. Zool.* xxvi. 1897, с. 495.

[415]

Э. М. Пратт, "*Зоологические результаты Вилли*", т. v. 1900, стр. 591.

[416]

Г. Х. Фаулер, *Кварта. Journ. Микр. науки.* xxx. 1890, с. 410.

[417]

Дж. Э. Дерден, *Член комиссии. Ас. Вашингтон*, viii. 1902, стр. 553.

[418]

М. Огилви, *Пер. Рой. Соч.* clxxxvii. В. 1896.

[419]

"Кораллы *Siderastraea*", *Институт Карнеги.* № 20, Вашингтон, 1904.

[420]

Читателя отсылают к превосходным фотографиям живых грибов в книге Сэвилла Кента "Большой барьерный риф", 1893, стр. xxiv, стр. 160.

[421]

Пер. Русский. Соч. Дубл. (2) vi. 1898, стр. 331.

[422]

Ф. Дж. Белл, Пер. Зоол. Соч. xiii. пт. ii. 1891, стр. 87.

[423]

Дж. Э. Дерден, Энн. Маг. Физ. История. (7) ix. 1902, стр. 381.

[424]

Хиксон, Природа, lxxiii. 1905, стр. 5.

[425]

Л. Рул, Бык. Муз. Océanogr. Монако, 1904, стр. 3.

[426]

E. van Beneden, *Les Anthozoaires de la Plankton Expédition*, Kiel, 1898.

[427]

А. В. Питерс, журнал. Опыт. Зоол. ii. (1) 1905, стр. 103.

[428]

Чун утверждает, что книдобласты встречаются на щупальцах *Euchlora*; а Эбботт утверждает, что батареи "клеток крапивы" находятся на щупальцах *Coeloplana*.

[429]

Два ребра, которые видны посередине, когда гребенчатый ствол рассматривается в поперечной плоскости, как на рис. 180 и 181, и соответствующие ребра на противоположной стороне называются "поперечными" ребрами; остальные четыре называются "сагиттальными" ребрами.

[430]

Ф. Моссер, "Экспедиция Ктенофорена де Сибога", Лейден, 1903.

[431]

Х. Б. Бигелоу, Бык. Муз. Сост. Зоол. xxxix. 1904, стр. 267.

[432]

Кварту. Journ. Микр. науки. xxxix. 1897, с. 323.

[433]

Аннотация. Зоолог. Япония. iv. пт. iv. 1902, стр. 103.

[434]

Эбботт, *л.с.* стр. 106.

[435]

Зоол. Анз. xxvii. 1904, стр. 223.

[436]

Название, по-видимому, впервые было использовано Кляйном в 1734 году: "Naturalis dispositio Иглокожие" (Данциг). Лейкарт около 1850 года впервые выделил иглокожих в качестве основного подразделения животного царства.

[437]

В синаптидах радиальные каналы, хотя и присутствуют у молодых особей, у взрослых утрачены (Ludwig, 1892, в книге Бронна "*Тьер-Райх*", Bd. ii. Abt. 3, Buch i. стр. 460).

[438]

Людвиг, *цит. по:* стр. 357.

[439]

Эта классификация по существу совпадает с классификацией, предложенной Джеффри Беллом, *Каталог британских иглокожих в Британском музее*, 1892, за исключением того, что Белл отделяет Holothuroidea от всех остальных. Позже будут приведены причины считать Holothuroidea модифицированными Echinoidea.

[440]

Греч. ἀστὴρ, "звезда"; εἶδος, "форма". Линней основал род *Asterias* в 1766 году. Йоханнес Мюллер в 1842 году использовал название "Астерида", и в книге "*Система астерида*", 1842, Мюллера и Трошеля, был заложен фундамент наших знаний об этой группе.

[441]

Uexküll, "Die Physiologie der Pedicellarien," *Zeitschr. f. Biol.* xxxvii. 1899, стр. 356.

[442]

Дарем, "Блуждающие клетки у иглокожих", *Кварт. J. Micr. Sci.* xxxiii. 1891, стр. 81 и далее.

[443]

Морские звезды наиболее разрушительны на устричных зарослях и, следовательно, обладают значительной отрицательной экономической ценностью.

[444]

Mitth. des deutschen Seefischervereins, xii. 1896, p. 102, and *J. Mar. Буол. acc.* iv. 1895-97, с. 266.

[445]

Романес, "Медузы, морские звезды и ежи", *Стажер. Scientific Series*, 1885, pp. 320, 321; Preyer, "Bewegungen von Stelleriden," *Mitth. Зоол. Статистика. Неаполь*, vii. 1886-87, стр. 22.

[446]

Прейер, *цит. по*: стр. 49.

[447]

Bronn's *Thier-Reich*, Bd. ii. Abt. 3, Buch ii. Seesterne, p. 617.

[448]

Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Jena, 1889. Такие промежутки всегда можно увидеть у *Asterina gibbosa* при консервировании сублиматом или другими кислотными реагентами, вызывающими коррозию, но отсутствуют при консервировании осминовой кислотой и жидкостью Мюллера. Хотя агрессивный сублимат обычно рассматривается как нейтральная соль, его водный раствор разлагается с образованием определенного количества свободной соляной кислоты.

[449]

"Beiträge zur Anatomie der Asteriden," *Zeitschr. vuss. Zool.* xxx. 1877, стр. 122 и далее.

[450]

"Продолжение. à l'Étude anat. des Astérides," *Arch. Зоол. Опыт.* (2) v. bis, 1887, p. 104.

[451]

Аналогия с Echinoidea (см. стр. [529](#)) может свидетельствовать о том, что, подобно млечным железам у человека, эти нити были каналами, по которым продукты пищеварения распространялись наружу. Однако никакой связи между ротовым кольцом и пищеварительным каналом обнаружено не было, и, по-видимому, такие тяжи не развиваются вблизи стенки пищеварительной трубки. Предполагалась связь между аборальным кольцом и прямой кишкой через брыжеечный канатик, но это сомнительно.

[452]

"Die Echinodermen des Golfes von Neapel," *Fauna u. Flora G. von Neapel*, xxiv. Моногр. 1897, стр. 349-351.

[453]

Ludwig, "Die Echinodermen des Golfes von Neapel," pp. 68, 69.

[454]

Людвиг, "Научные результаты экспедиции "Альбатроса" в тропическую часть Тихого океана" — "Asteroidea", 1905, стр. 91, 103.

[455]

Rés. sci. Expéd. Travailleur et Talisman, "Échinodermes," 1894, pp. 10-15.

[456]

Шименц (ссылка на стр. [440](#) н.).

[457]

Этот факт был обнаружен доктором Э. Дж. Алленом, директором биологической станции Плимута, который указал на него автору во время пребывания последнего на станции в 1899 году.

[458]

На этом рисунке не совсем верно показано положение животного во время продвижения вперед. Кончики двух передних рычагов должны быть согнуты наружу, а не внутрь, как показано на рисунке.

[459]

У более примитивных Ophiuroidea (Streptophiurae) он сохраняется по всему телу; у Cladophiurae он обнаруживается в центральной части диска.

[460]

Насколько широко эта форма дыхательного механизма распространена среди офиуридов, сказать невозможно. Впервые я наблюдал это у *Ophiothrix fragilis* в Плимуте в 1905 году, но с тех пор я обнаружил это у *Ophiura ciliaris* и у *Amphiura squamata*.

[461]

"Neue Beitr. zur Anat. d. Ophiuriden," *Zeitschr. wiss. Zool.* xxxiv. 1880, с. 340.

[462]

"Bewegungen d. Seesternen," *Mitth. Zool. Statistik. Neapoli*, vii. 1886-87, стр. 123.

[463]

Белл, "Вклад в классификацию офиуроидов", *Сборник трудов. Зool. Соч.* 1892, с. 175.

[464]

Hamann, *Bronn's Thier-Reich*, Bd. ii. Abt. 3, Ophiuroidea, 1900, стр. 910 f., выделяет семейство Ophiidermatidae, но не дает признака, по которому его можно отличить от Ophiolepididae.

[465]

Форбс, "История британских морских звезд и других животных класса иглокожих", 1841, стр. 23.

[466]

Simroth, "Anatomie und Schizogonie der *Ophiactis virens*," *Zeitschr. wiss. Zool.* xxvii. 1876, стр. 452.

[467]

Cuénot, "Études Morphologiques sur les Echinodermes," *Arch. Biologie*, xi. 1891, стр. 568 и далее.

[468]

Этот тип обрамления рта представлен на рис. 215, А фигурой *офиосколекса*, который относится к Streptophiurae.

[469]

"Asteriden und Ophiuriden aus dem Silur Böhmens," *Zeitschr. der deutschen geol. Ges.* lv. 1903, pp. 106-113 (Protokolle).

[470]

Геология. Журнал, № 490, апрель 1905 г., стр. 161-168.

[471]

"Die Physiologie des Seeigelstachels," *Zeitschr. für Biol.* xxxix. 1900, стр. 73 *и далее*.

[472]

Uexküll, "Die Physiologie der Pedicellarien," *Zeitschr. für Biol.* xxxvii. 1899, стр. 334.

[473]

"Du rôle des pédicellaires gemmiformes des Oursins," *Compt. Rend. Acad. Париж*, сxi. 1890, стр. 62-64.

[474]

"Фауна и донные отложения вблизи линии тридцати морских саженей от территории Эддистоуна до Стартовой точки", *Журнал. Морская биология. Асс.* v. 1899, с. 472.

[475]

"Mitth. über die zool. Stat. v. Neapel," *Zeitschr. vuss. Зоол.* xxv. 1875, стр. 471.

[476]

Cuénot, "Études Morphologiques sur les Échinodermes," *Arch. Биол.* xi. 1891, с. 544.

[477]

"Медузы, морские звезды и морские ежи", *Международ. науч. серия*, 1885, стр. 302 *и далее*.

[478]

"Die Physiologie des Seeigelstachels," *Zeitschr. für Biol.* xxxix. стр. 73.

[479]

"Bewegungen von Stelleriden," *Mitth. Зоол. Статистика. Неаполь*, vii. 1886-7, стр. 22.

[480]

Источник: cit.

[481]

См. Примечание на стр. [541](#).

[482]

"Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel," *Zeitschr. für Biol.* xl. 1900, p. 447.

[483]

У аберрантного рода *Asthenosoma*, где имеются внутренние лучевые мышцы, также имеется внутренний ряд нервных клеток на лучевом канатике.

[484]

Мы предпочитаем термин "компасы", чтобы избежать путаницы с другими значениями слова "радиус".

[485]

"Ueber die Function der Polischen Blasen am Kauapparat der regulären Seeigel," *Mitth. Зоол. Статистика. Неаполь*, xii. 1897, стр. 464.

[486]

Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon, 1887-1888, Bd. i. Heft 3, pp. 105 *et seq.*

[487]

"Das angebliche Excretionsorgan der Seeigel," *Zeitschr. vuss. Зоол.* lv. 1893, стр. 585.

[488]

В этом случае жидкость перетекает из целома фонаря в органы Стюарта и *наоборот*. Кислород должен всасываться через перистому кишечнику. Cidaridae не так чувствительны к недостатку кислорода, как представители других семейств (Uexküll, *loc. cit.*).

[489]

Датская экспедиция Ингольфа, "Echinoidea", пт. i. 1903.

[490]

Prouho, "Recherches sur le *Dorocidaris papillata* et quelques autres Échinides de la Méditerranée," *Arch. Зоол. Прил.* (2) т. 1887, стр. 308.

[491]

"Пересмотр эchini", *Иллюстрированный каталог Музея Комп. Зоол. Гарвард*, № 7, 1874, стр. 423.

[492]

Каталог Британского музея, "Британские иглокожие", 1892, стр. 30.

[493]

Источник: cit.

[494]

Источник: cit.

[495]

Ссылка на стр. [528](#) н.

[496]

Этот отчет о перифракте отличается от того, который дается обычно. Он основан на самом последнем исследовании этого семейства — Agassiz, "Панамские глубоководные эchini", *Мет. Mus. Сост. Зоол.* xxxi. 1904, с. 36.

^[497]
"Der Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus*," *Zeitschr. für Biol.* xxxiv. 1896, стр. 319.

^[498]
Ссылка на стр. [532](#), примечание [489].

^[499]
Г-н Э. В. Л. Холт, научный консультант Ирландского совета по рыболовству, ставит под сомнение (*буквально*) большую часть этих предполагаемых раскопок. Отрицая какую-либо новизну в этом наблюдении, он указывает, что во многих случаях одна сторона полости образована известковыми водорослями, и кажется, что животное забредает в расщелину, в которой оно заключено ростом этого растения.

^[500]
Эти утверждения основаны на наблюдениях автора за животным в заливе Фанди в 1900 году.

^[501]
Ловен, "О новейшей форме Echinoconidae", *Bug. Svenska Akad. Om руки.* xiii. Af. 4, № 10, 1889.

^[502]
Подробности были сообщены автору в беседе с доктором Робертсоном в 1896 году.

^[503]
В эту семью входят три семьи, подвергнутые дискриминации Мейснером ("*Тьер-Рейх*" Бронна, том ii. Abt. 3, Buch iv. "Die Seeigel", 1904, стр. [402](#)), а именно: Ananchytidae, Pourtalesiidae и Urechinidae. Они отличаются только порами для ножек трубочек, которые в первом случае парные, во втором щелевидные и одиночные, а в третьем - одиночные.

^[504]
"О силурийских Echinoidea и Ophiuroidea", *Кварта. Journ. Геол. соц.* lv. 1899, стр. 701 и далее.

^[505]
"Метаморфозы иглокожих", *Quart. J. Micr. Sci.* xxxviii. 1896, стр. 53.

^[506]
Говорят, что у пелаготурии нет кальцинатов.

^[507]
Яльмар Теель, "Об особом случае гермафродитизма у голотурид", *Буг. Ветеринар из Свенска. Akad. Om руки.* xxvii. Af. 4, № 6, 1901.

^[508]
Bronn's *Thier-Reich*, vol. ii. Abt. 3, Buch i. "Die Seewalzen," 1891, pp. 327 et seq.

^[509]

Настоящие присоски, по-видимому, никогда не развиваются; но концы брюшных подиумов иногда закруглены, иногда слегка сплюснуты.

[510]

"Mémoire sur l'*Elpidia* nouveau genre d'Holothuries," *K. Sv. Vet. Akad.* xiv. № 8, 1877.

[511]

Герулд, "Анатомия и гистология *Caudina armata*", *Bull. Mus. Сост. Зоол.* № 56, 1895, с. 124.

[512]

"Строение, физиология и развитие *Antedon rosaceus*", *Фил. Пер. Рус. Соч.* 1866, стр. 671-756.

[513]

"О нервной системе *Antedon rosaceus*", *Q.J.M.S.* xxiv. 1884, стр. 507.

[514]

Бэтхер называет боковые панели "адамбулакральными". Название неудачное, поскольку предполагает, что боковые пластины соответствуют адамбулакрам *Asteroidea*; но когда канавка закрыта, положение и функция адамбулакралов и покрывающих пластин одинаковы (*Трактат Ланкестера по зоологии*, iii. "Иглокожие", 1900).

[515]

Отчеты челленджера (Крадущиеся криноиды), том xi. пт. xxxii. 1884.

[516]

Stammesgeschichte der Pelmatozoen, pt. i. 1899.

[517]

"Die Echinodermenlarven der Plankton Expedition," *Ergebn. Планктонный опыт.* Bd. ii. J, 1898.

[518]

"Über die Larvenzustände und die Metamorphose der Ophiuren und Seeigel," *Abh. K. Akad. vuss. Берлин*, 1846, и другие статьи в том же издании последующих лет.

[519]

Это хорошо видно при сравнении личинки *Asterina gibbosa* с молодой бипиннарией, у которой продольная полоса еще не разделена. Форма передней оральной доли практически одинакова у обоих.

[520]

"Судьба полостей тела при метаморфозе *Asterias pallida*", *Дж. Колл. Япония*, x. 1898, стр. 239.

[521]

Yves Delage, "Elevage des Larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*," *Arch. Зоол. Опыт.* (4) ii. 1904, стр. 27.

[522]

"Метаморфозы иглокожих", *Кварта. Journ. Micr. Sc.* xxxviii. 1895, стр. 45.

[\[523\]](#)

У фигурного типа (личинка *Synapta digitata*) щупальца отпочковываются непосредственно от кольцевого канала и чередуются с зачатками радиального канала.

[\[524\]](#)

Наблюдался в Плимуте в 1905 году.

[\[525\]](#)

"Die Entwicklung der *Synapta digitata*," *Jen. Zeitschr.* xxii. 1888, с. 175.

[\[526\]](#)

"Die Cambrische Stammgruppe der Echinodermen," *Jen. Zeitschr.* xxx. 1895.

[\[527\]](#)

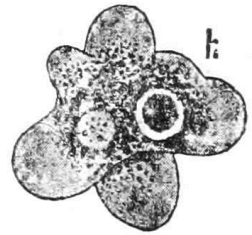
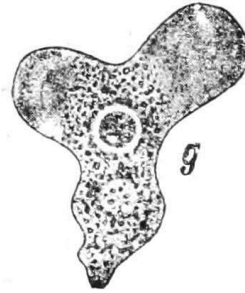
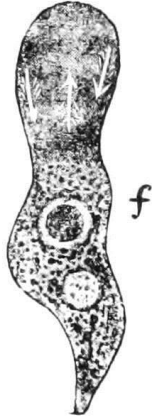
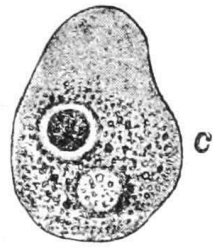
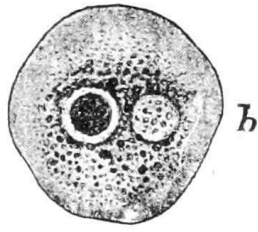
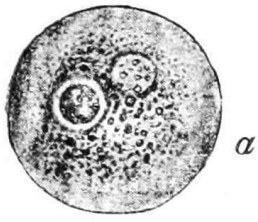
Lankester's *Трактат Ланкестера по зоологии*, "Иглокожие", пт. iii. 1900, стр. 33.

[\[528\]](#)

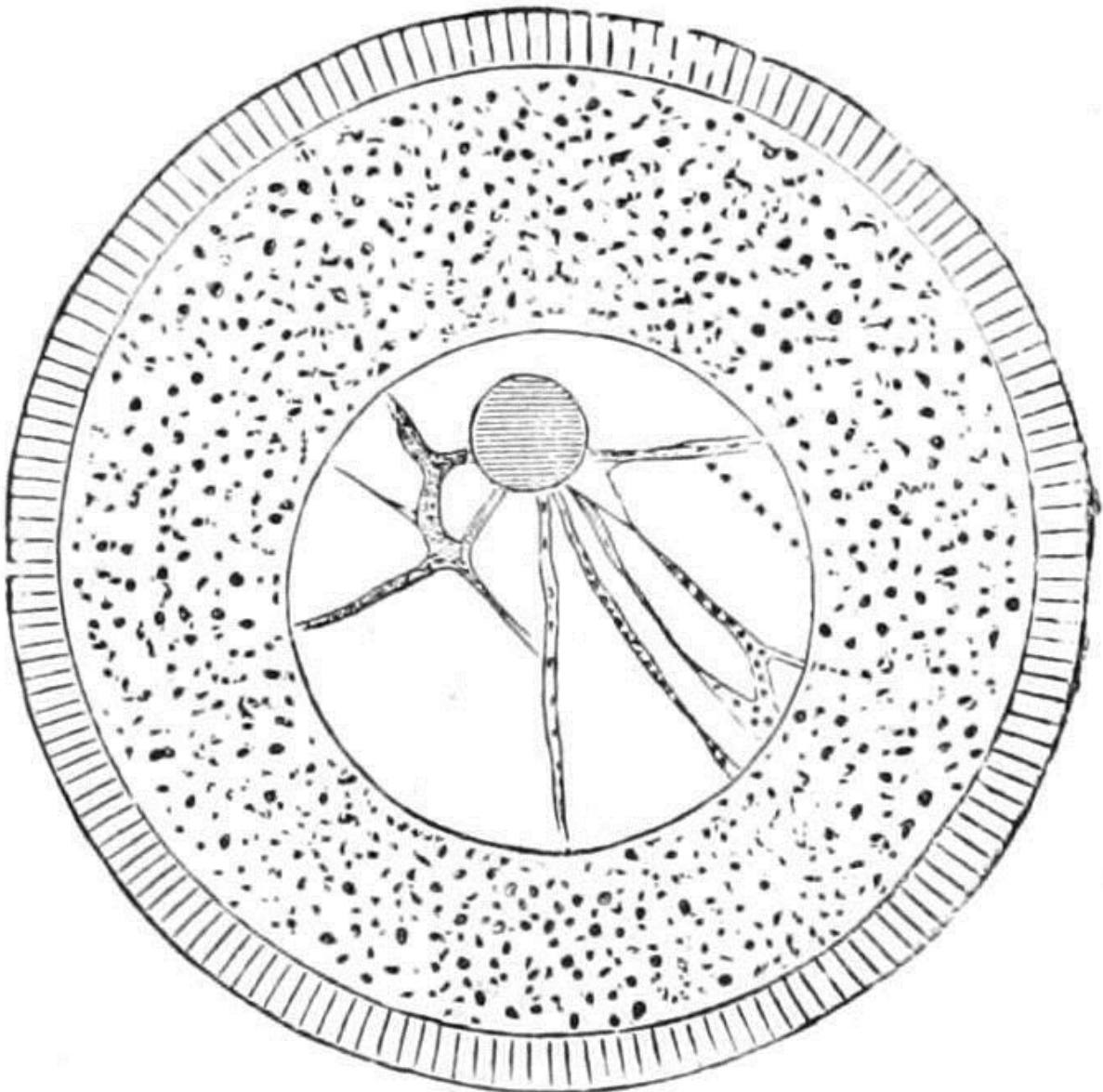
Брит. Муз. Кот. "Британские иглокожие", 1892, стр. 14.



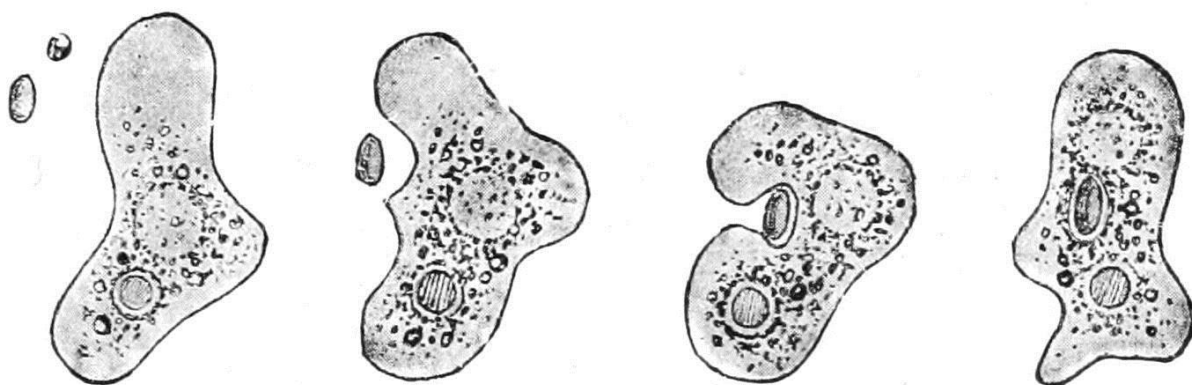
[back](#)



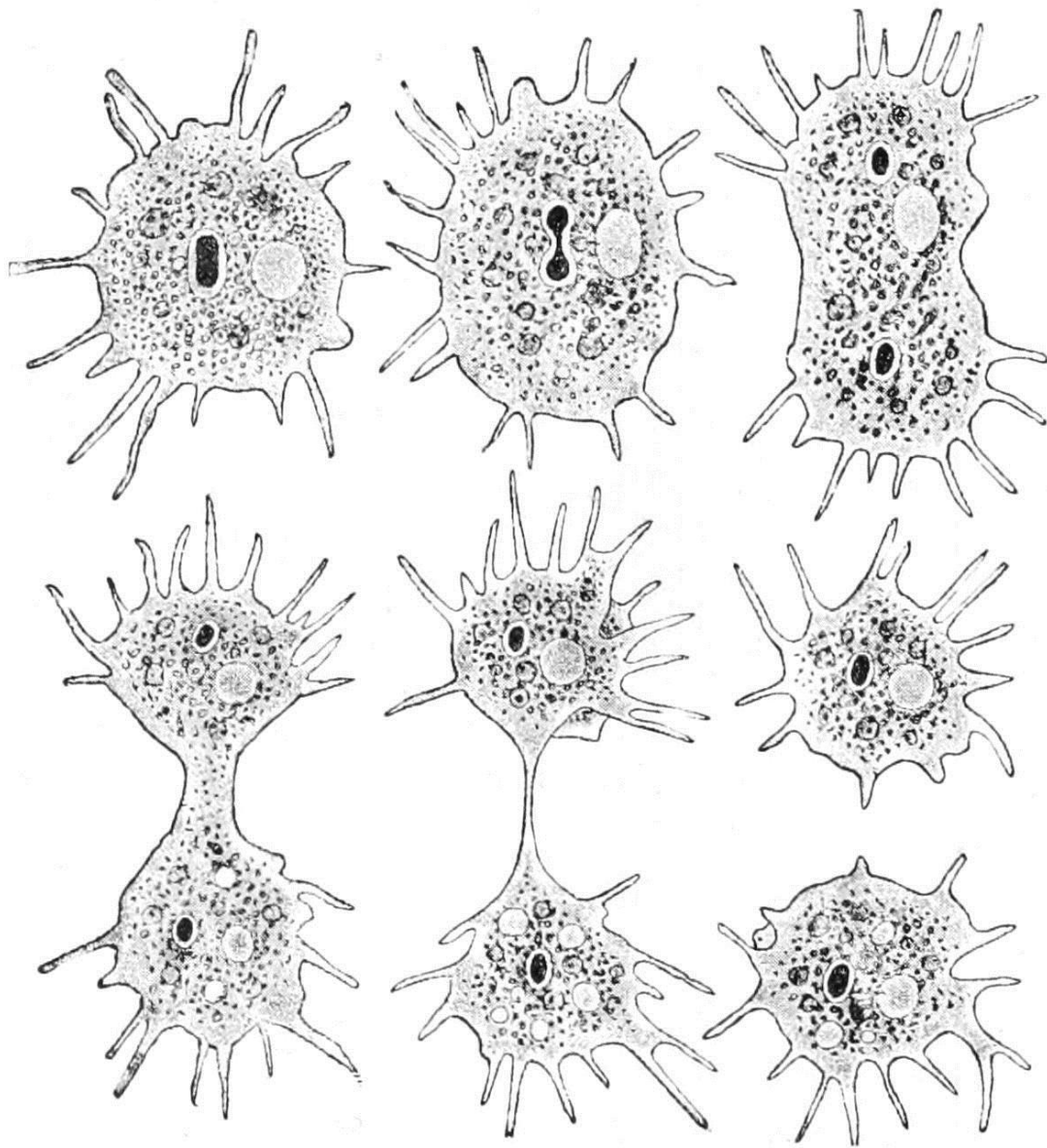
[back](#)



[back](#)



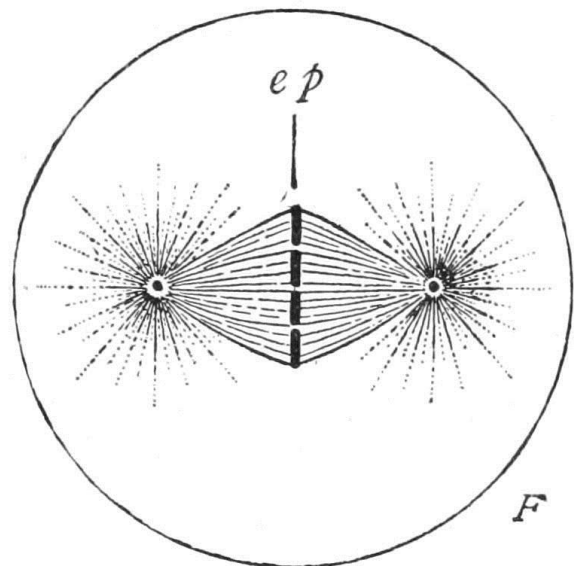
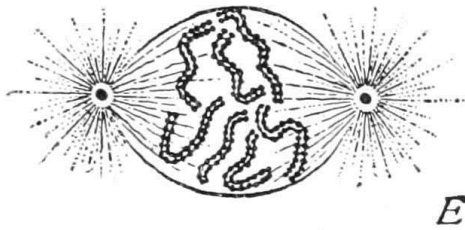
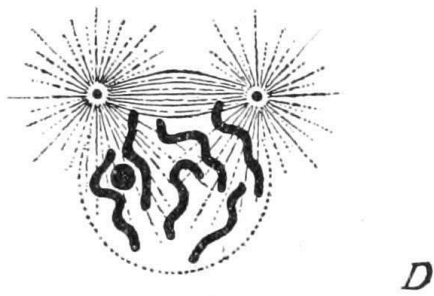
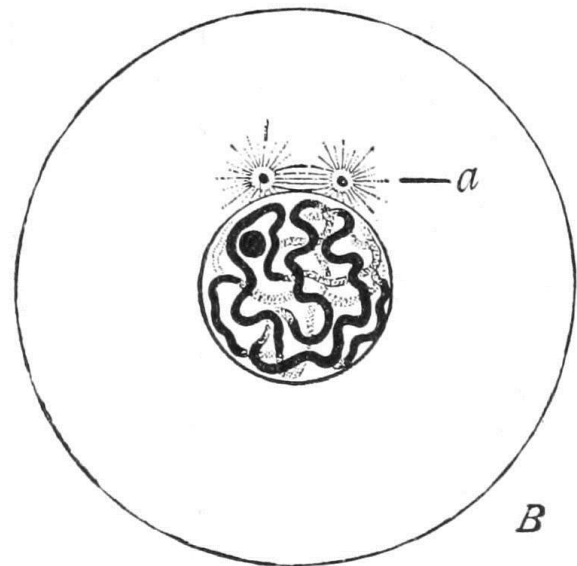
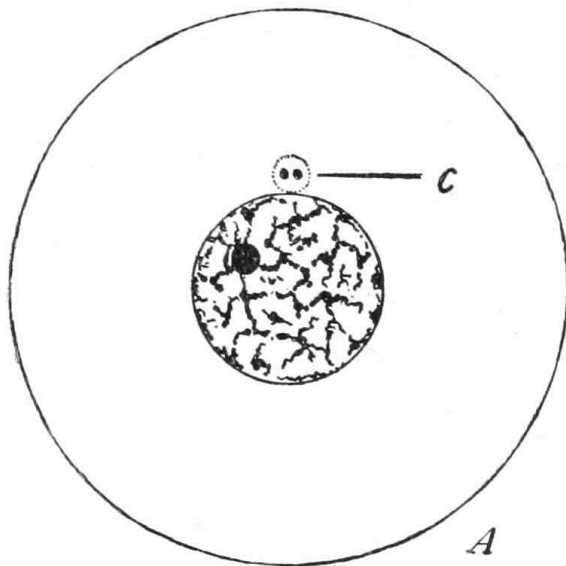
[back](#)



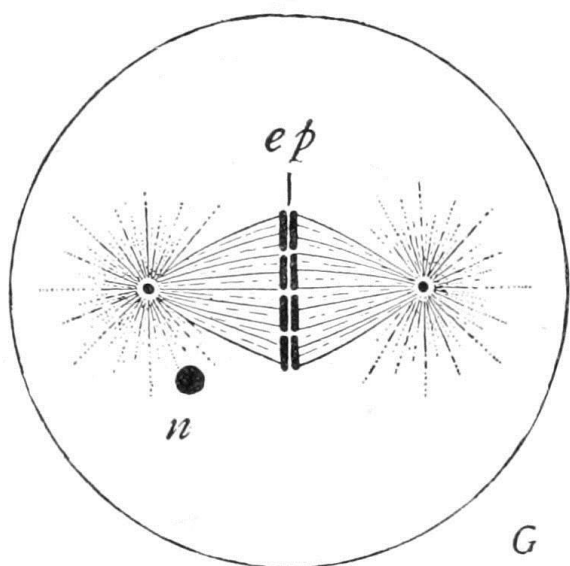
[back](#)



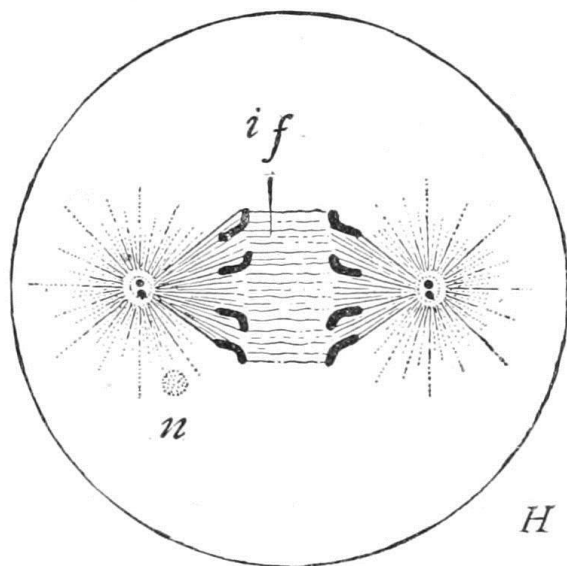
[back](#)



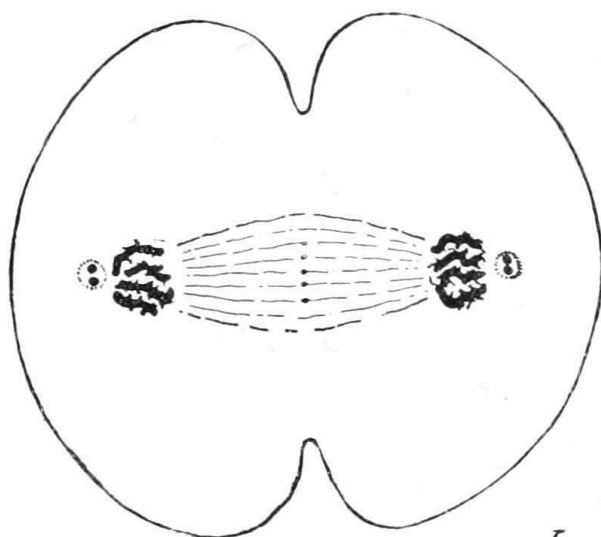
[back](#)



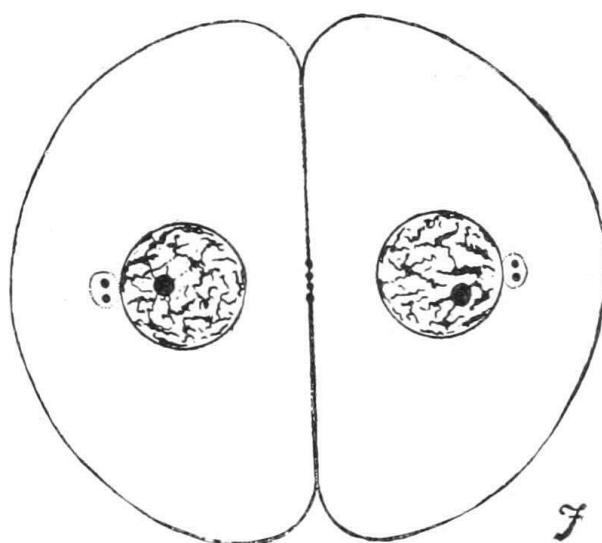
G



H

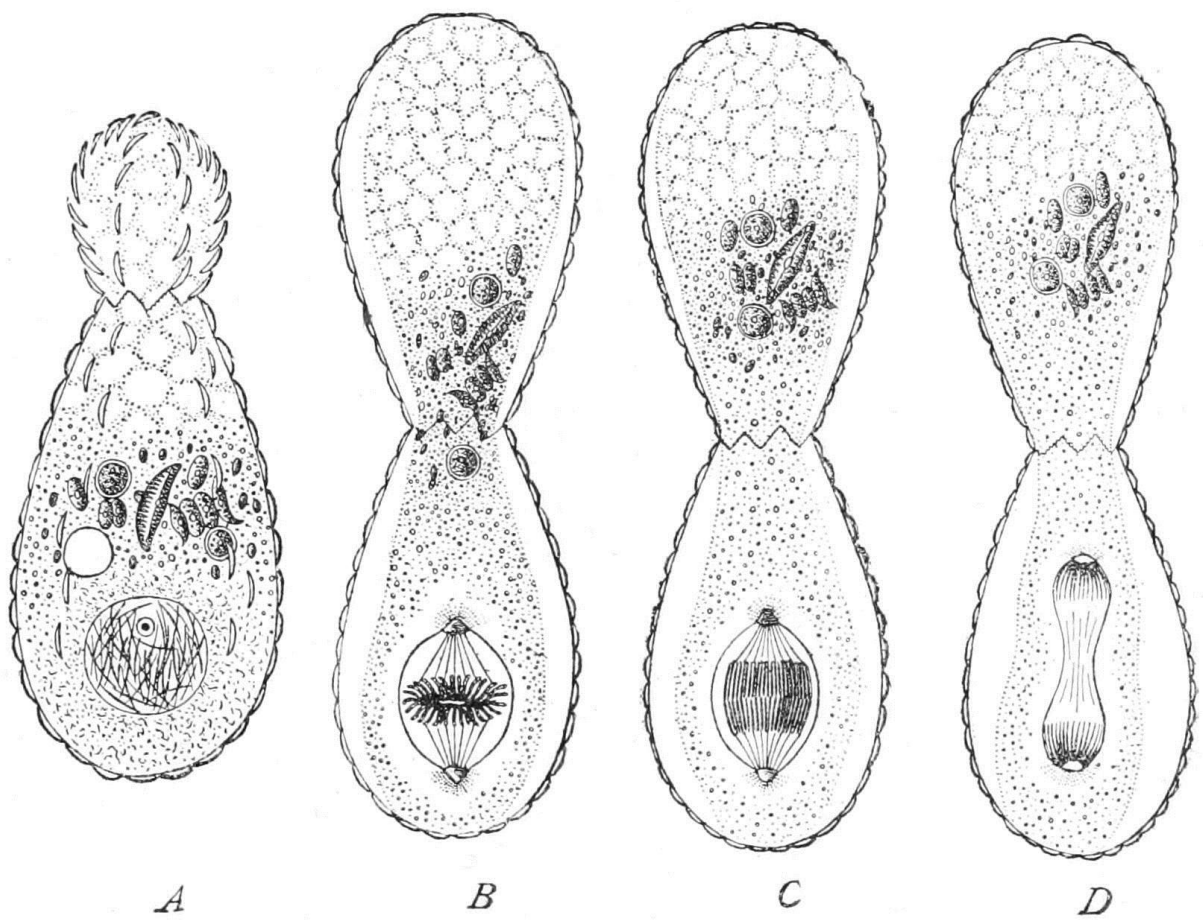


I

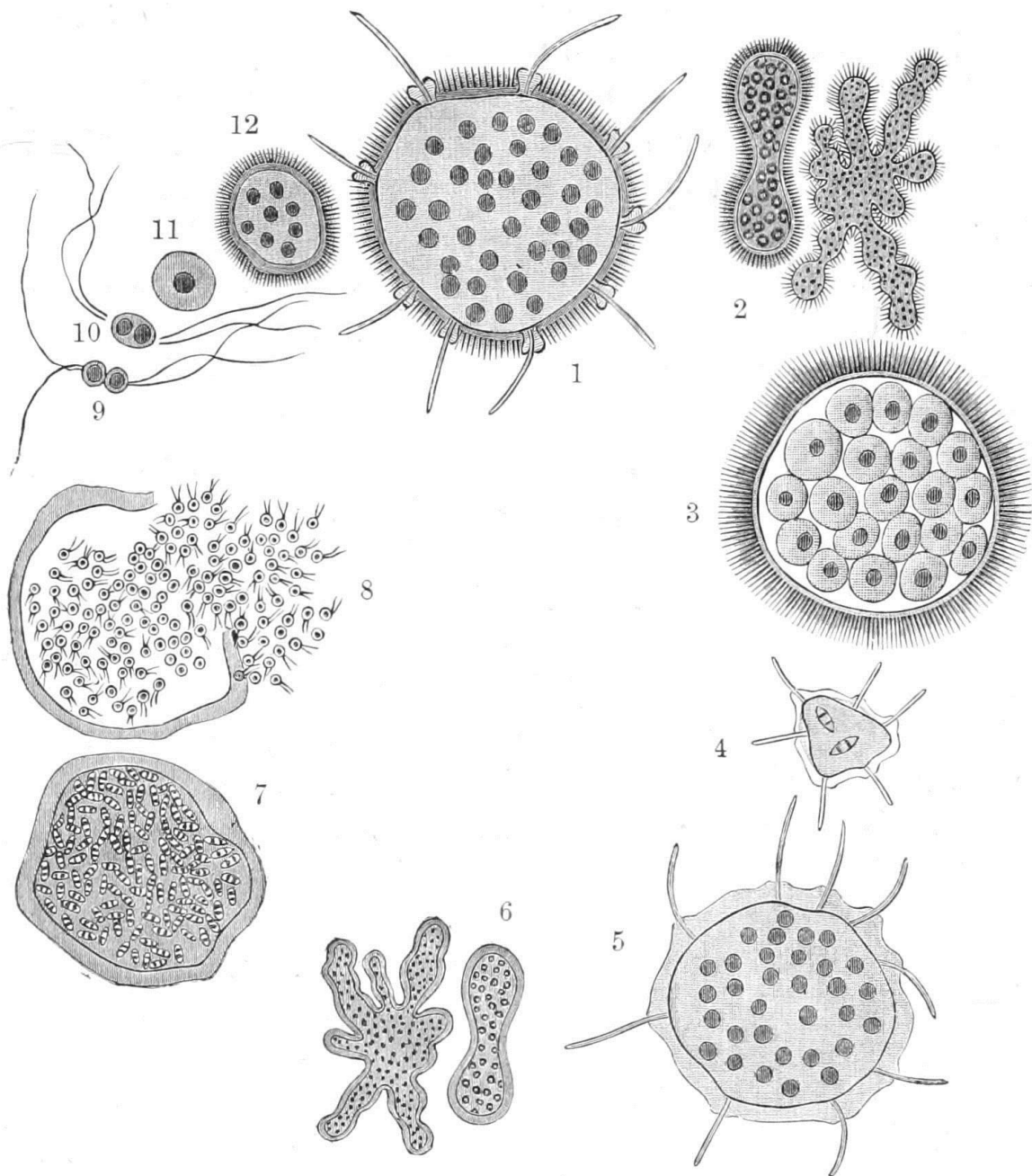


J

[back](#)

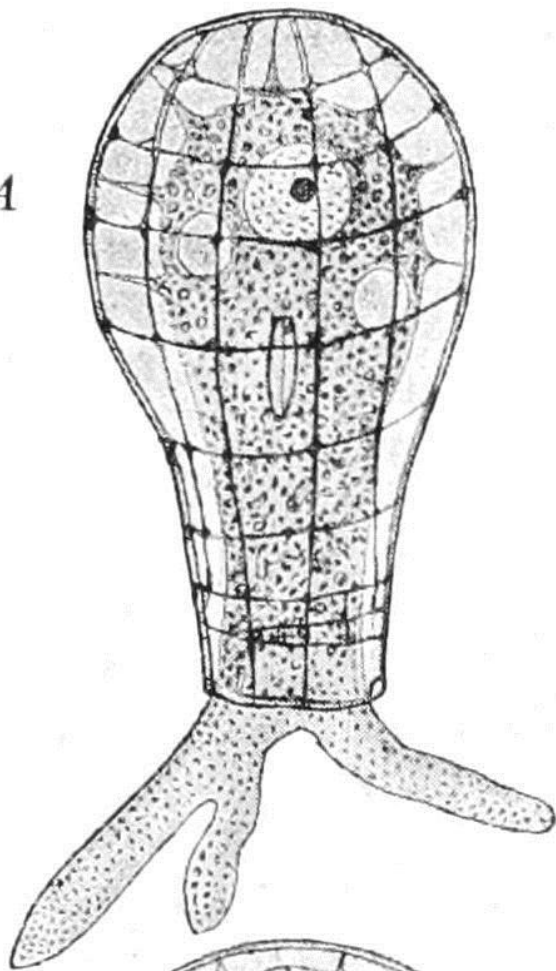


[back](#)

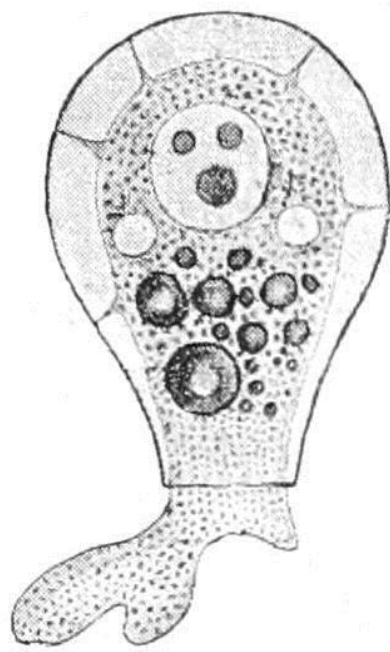


[back](#)

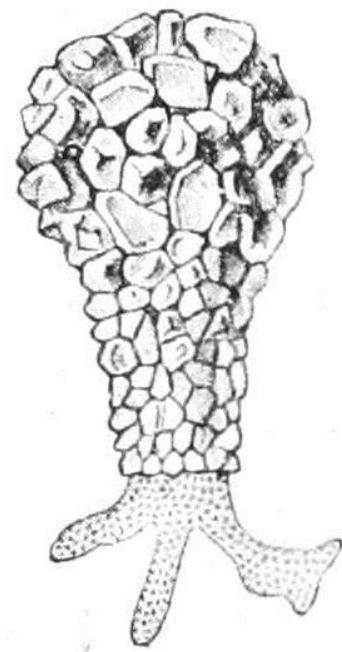
A



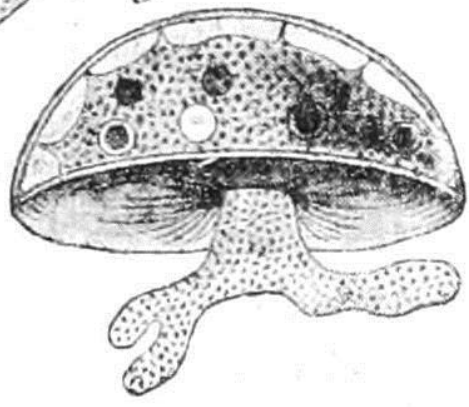
B



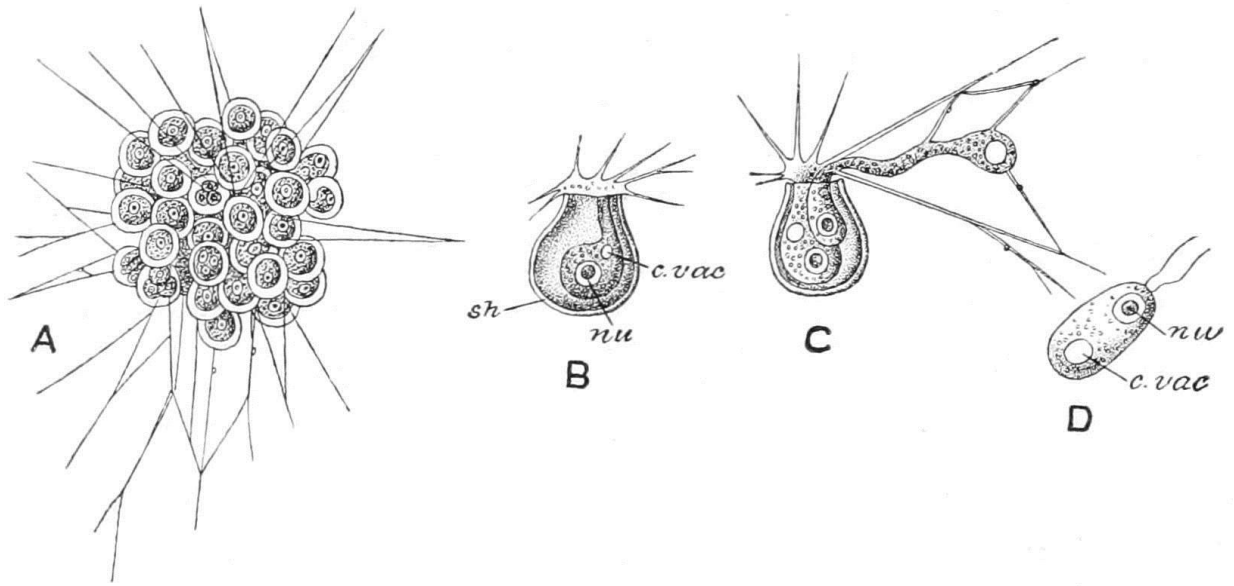
D



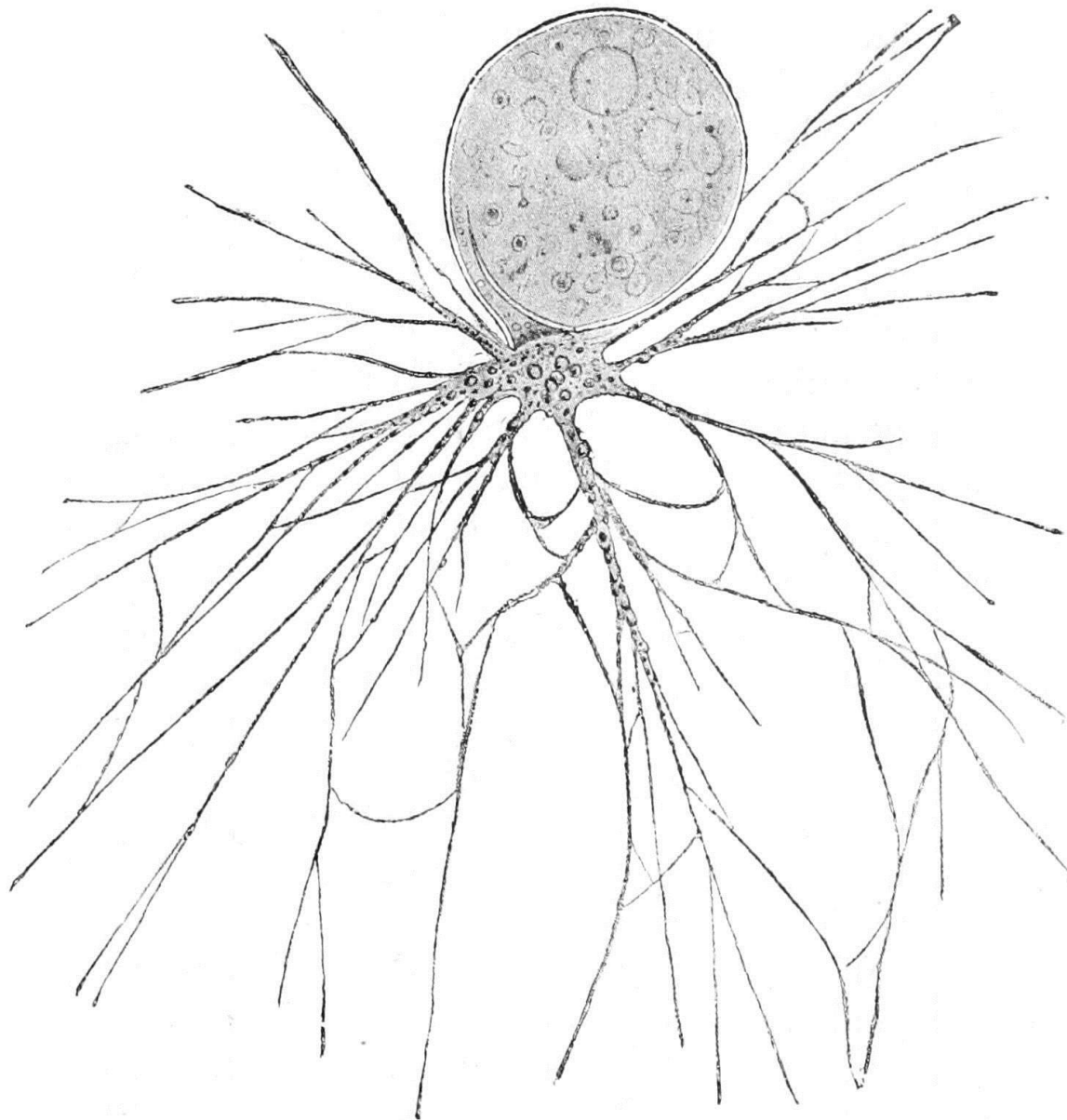
C



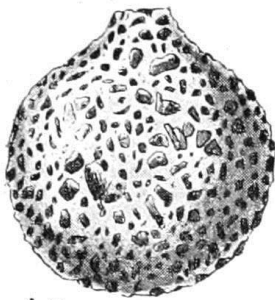
[back](#)



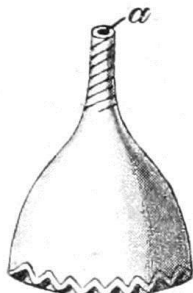
[back](#)



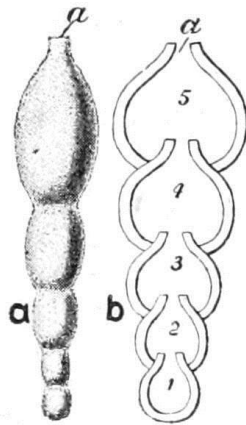
[back](#)



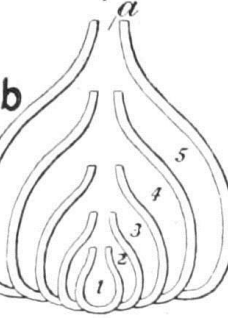
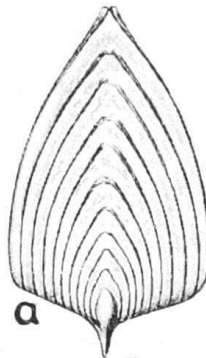
1. Saccammina



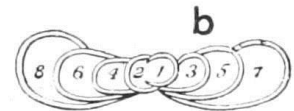
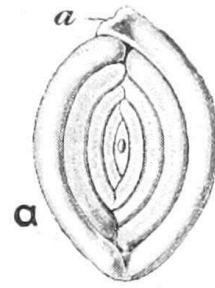
2. Lagenella



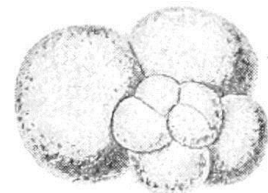
3. Nodosaria



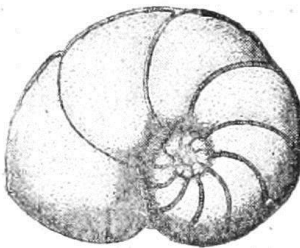
4. Frondicularia



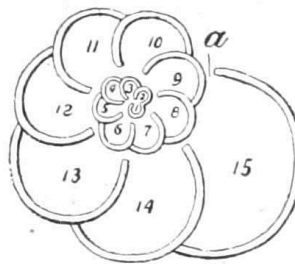
5. Spiroloculina



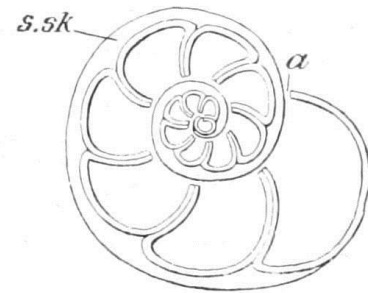
6. Globigerina



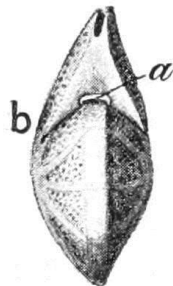
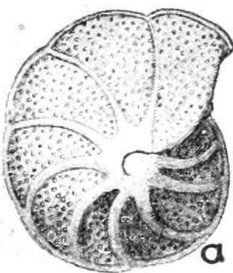
7. Discorbina



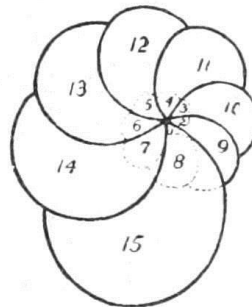
8a



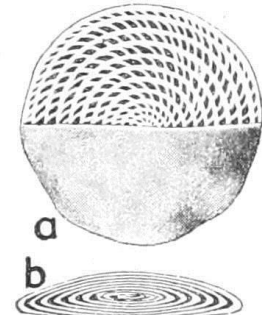
8b



9. Planorbolina

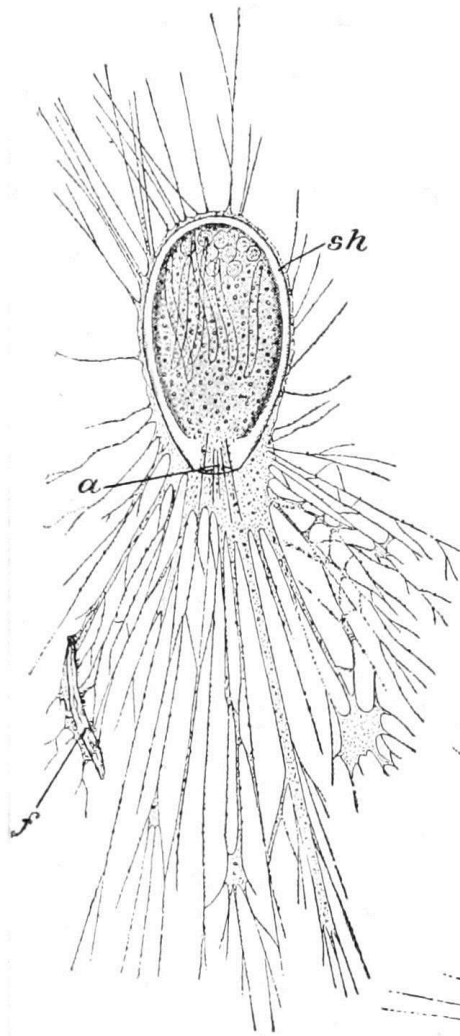


10

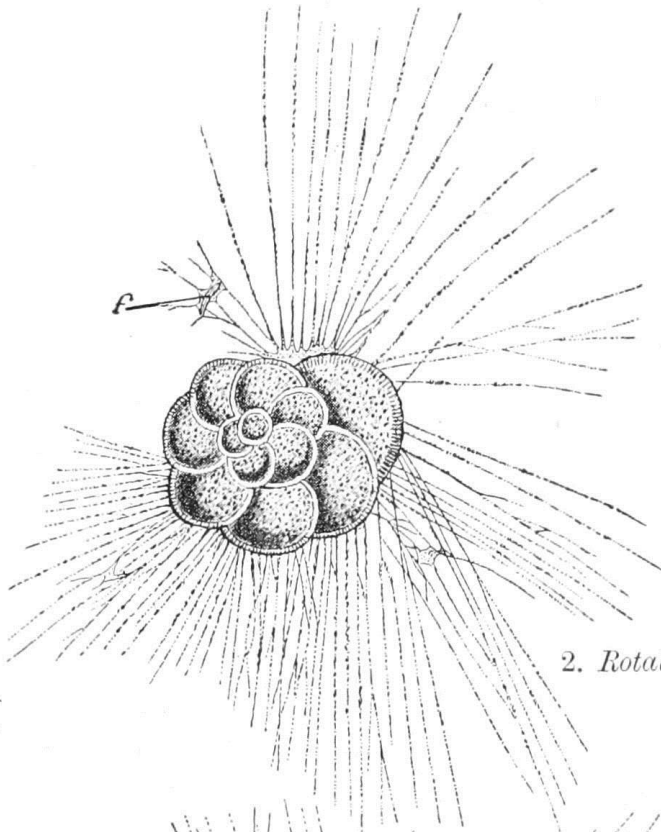


11. Nummulites

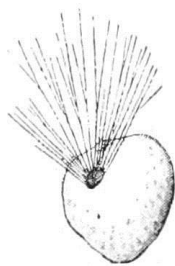
[back](#)



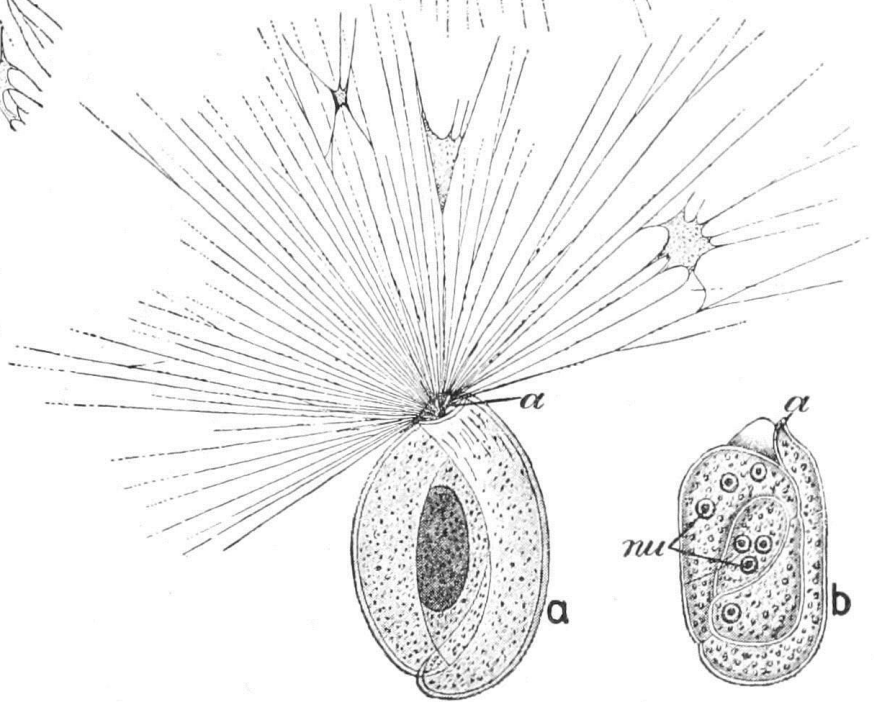
1. *Allogromia*



2. *Rotalia*

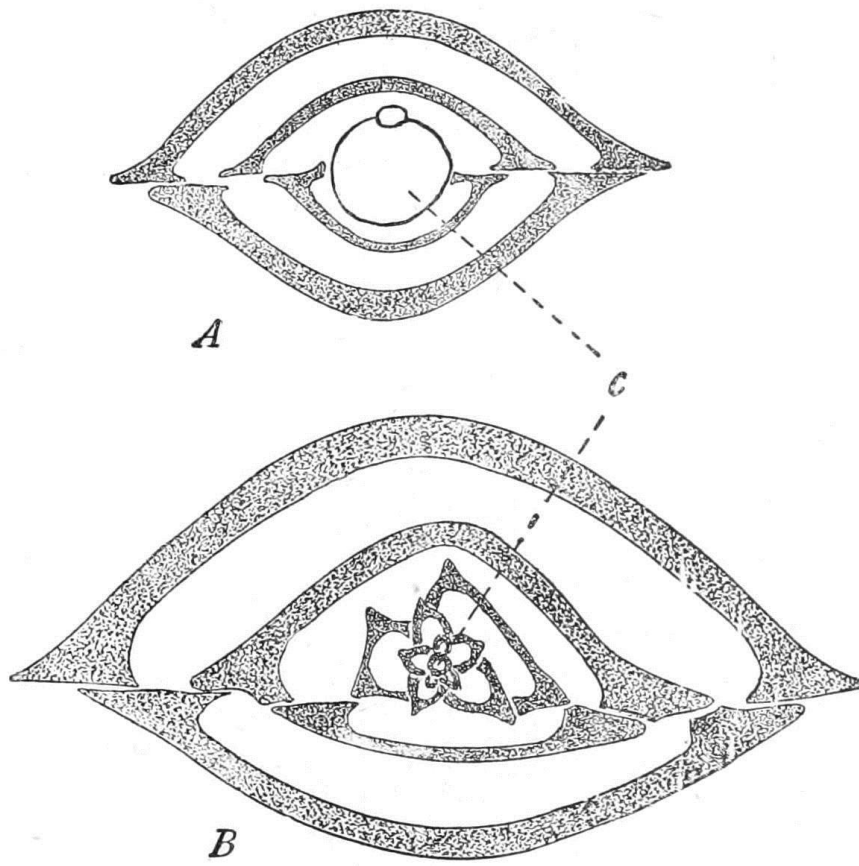


3. *Squamulina*

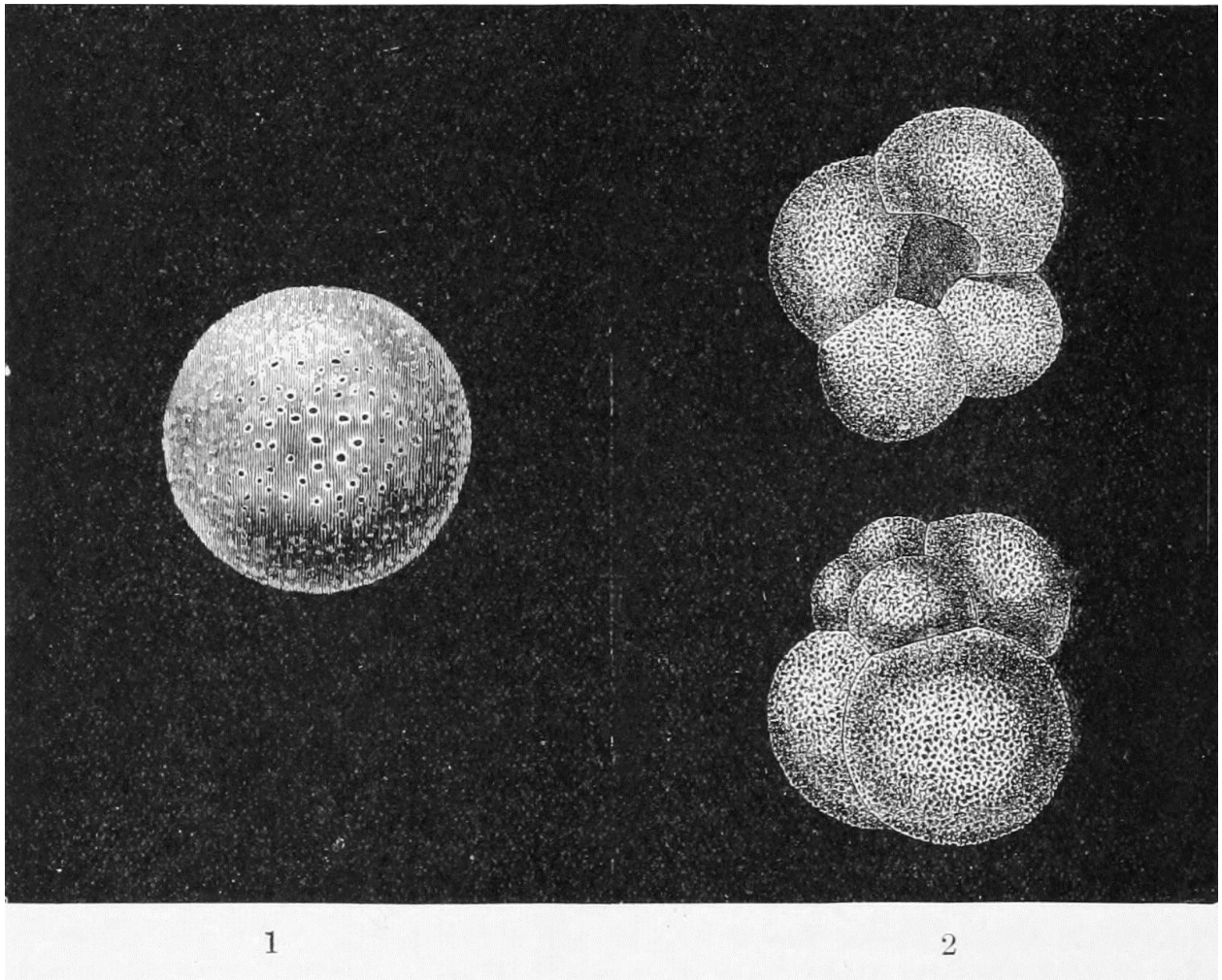


4. *Miliola* (*Quinqueloculina*)

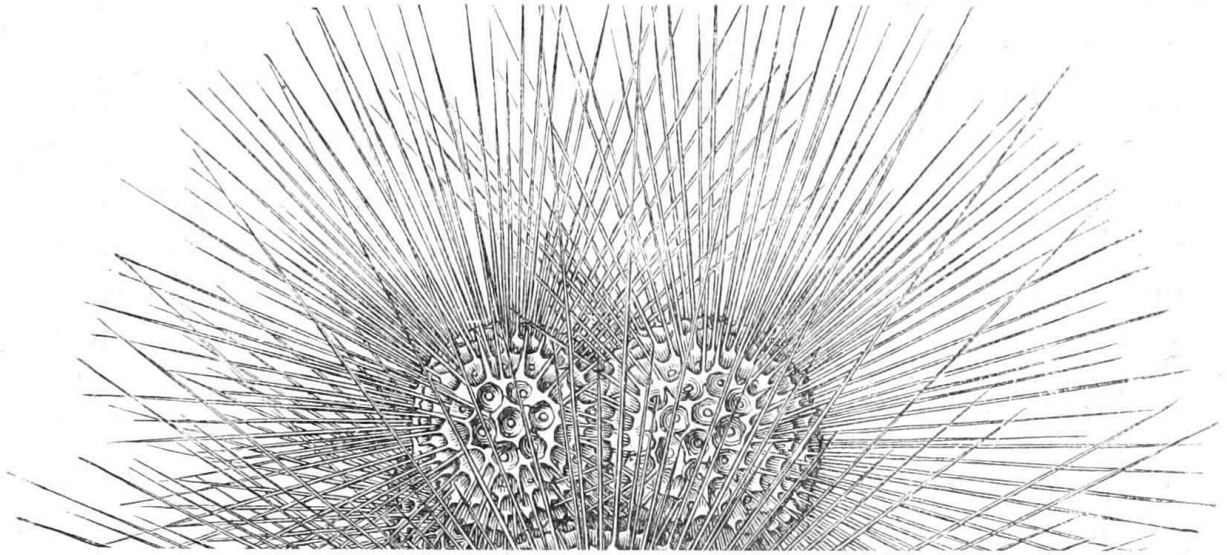
[back](#)



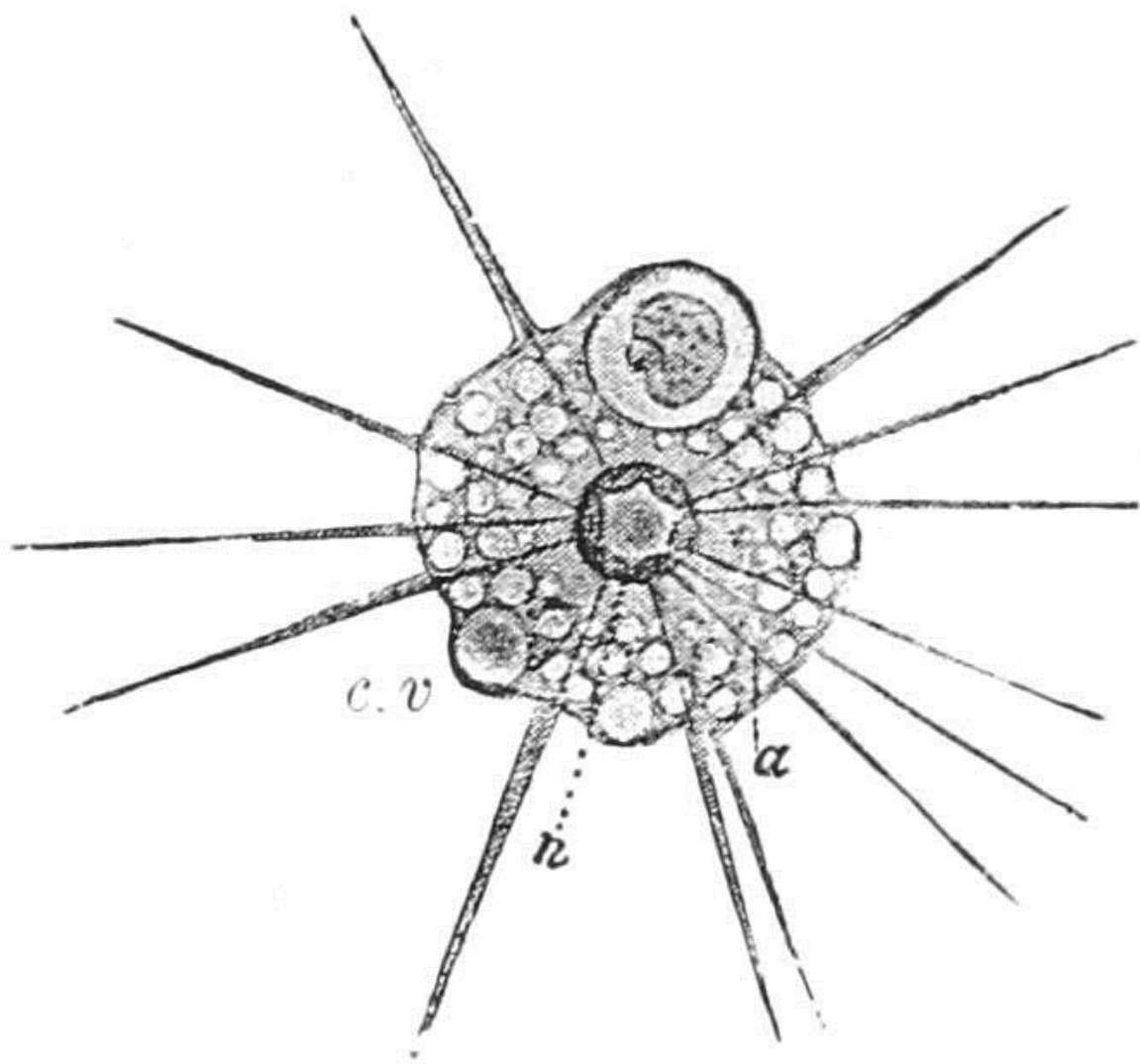
[back](#)



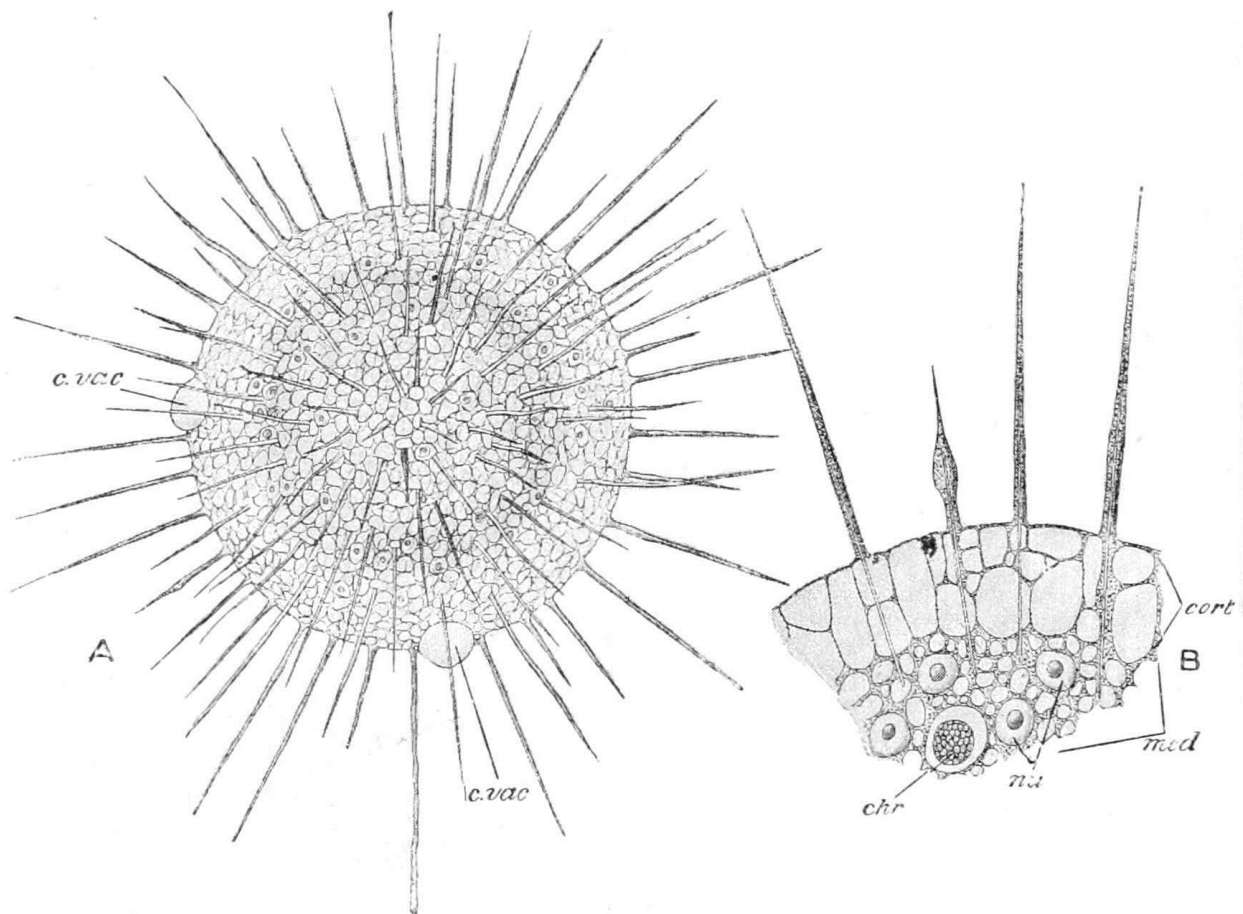
[back](#)



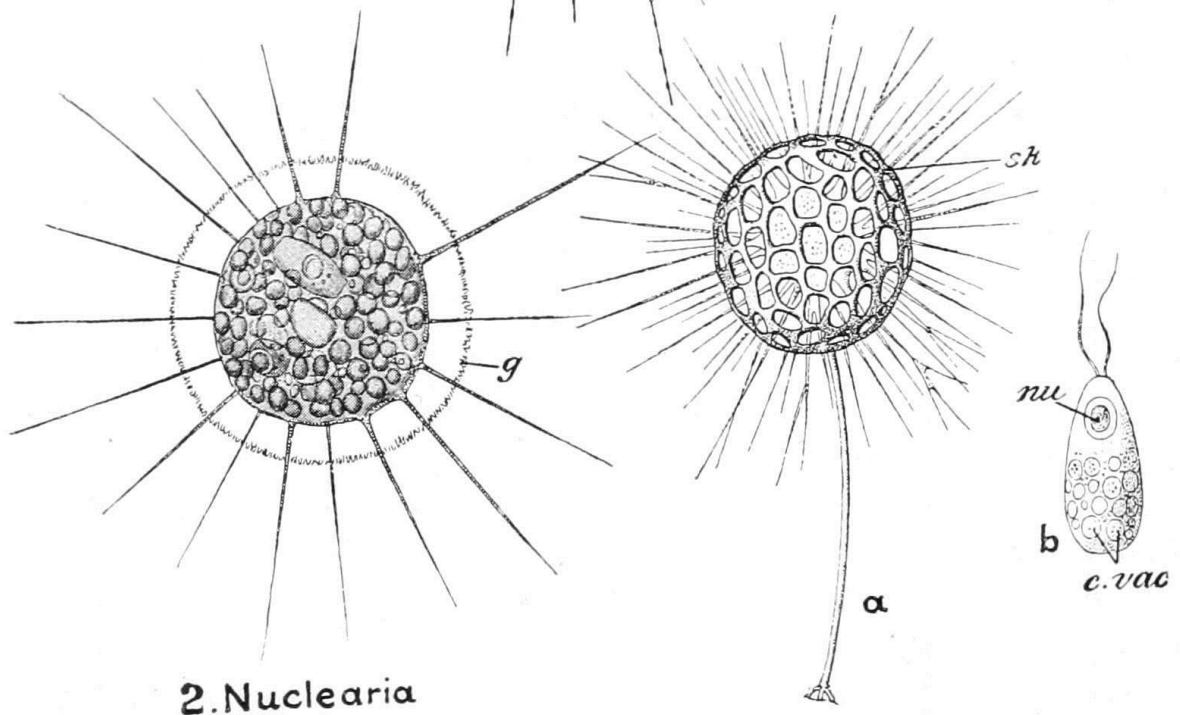
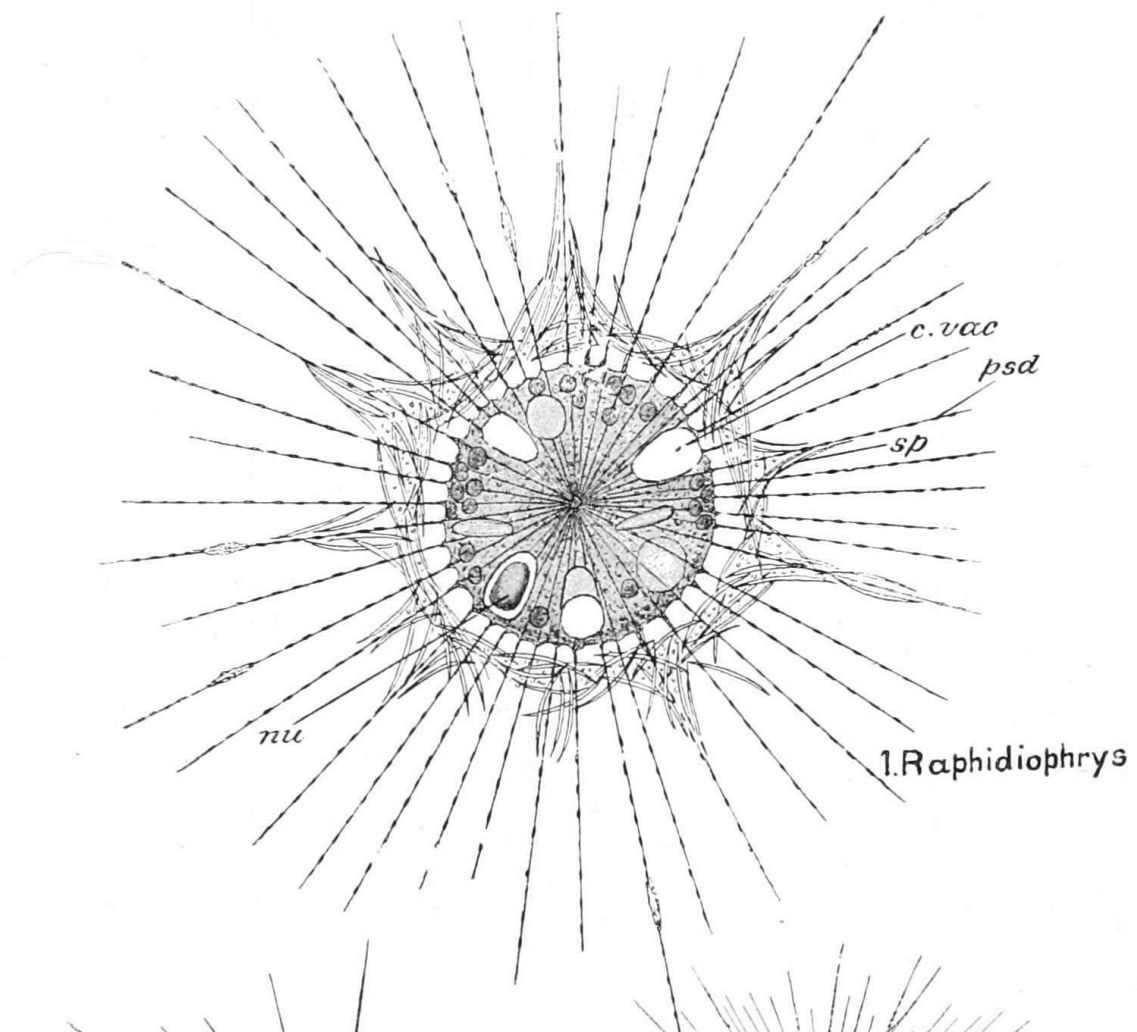
[back](#)



[back](#)

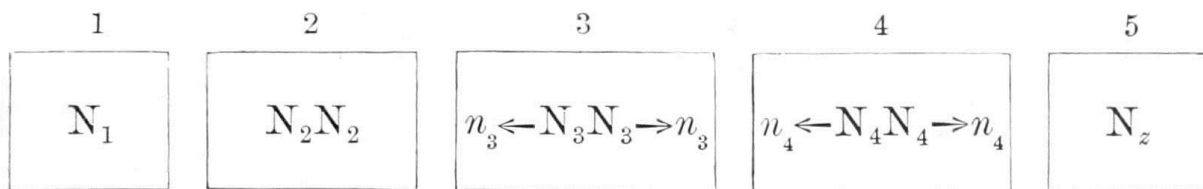


[back](#)

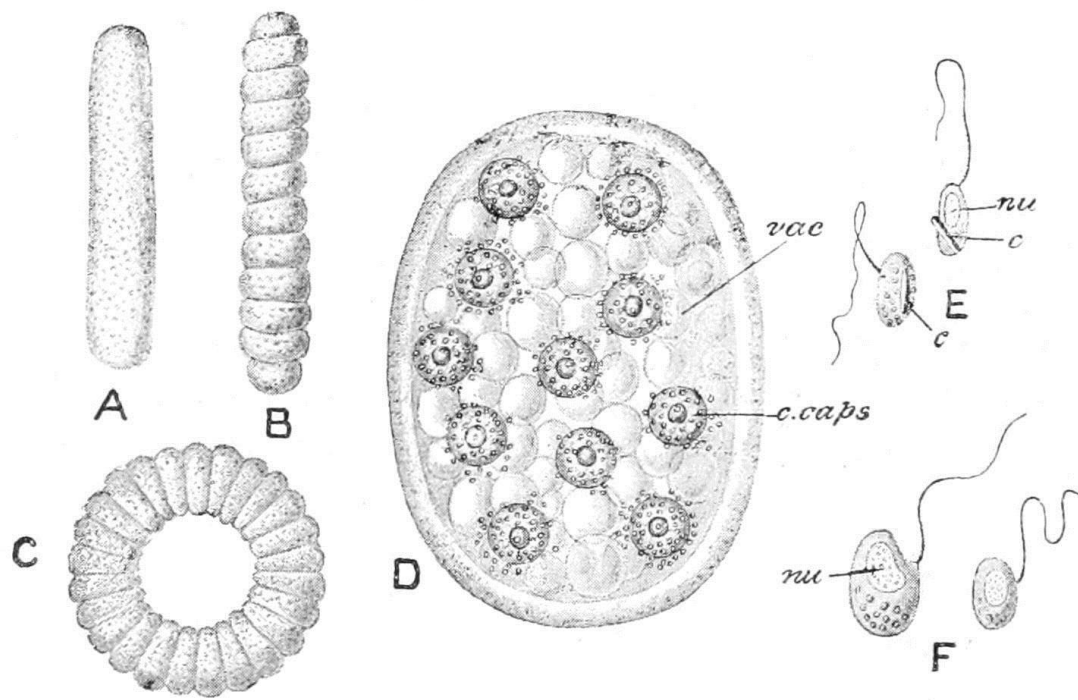


2. *Nuclearia*

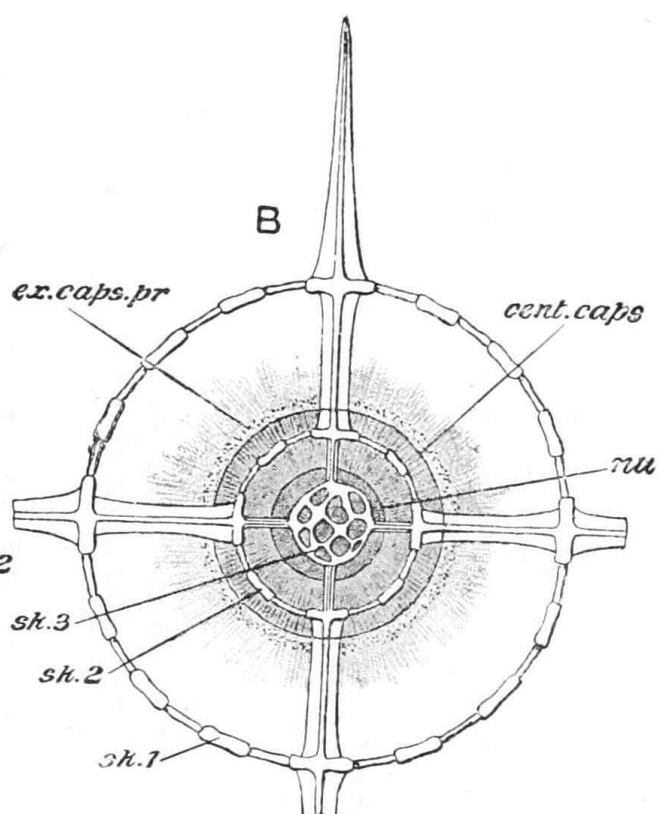
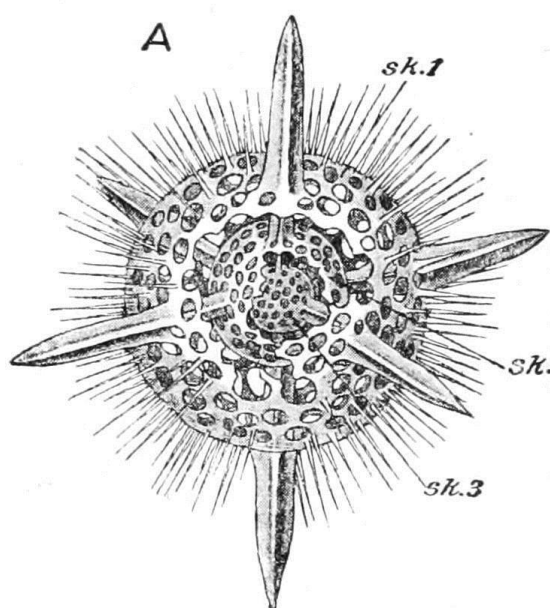
[back](#)



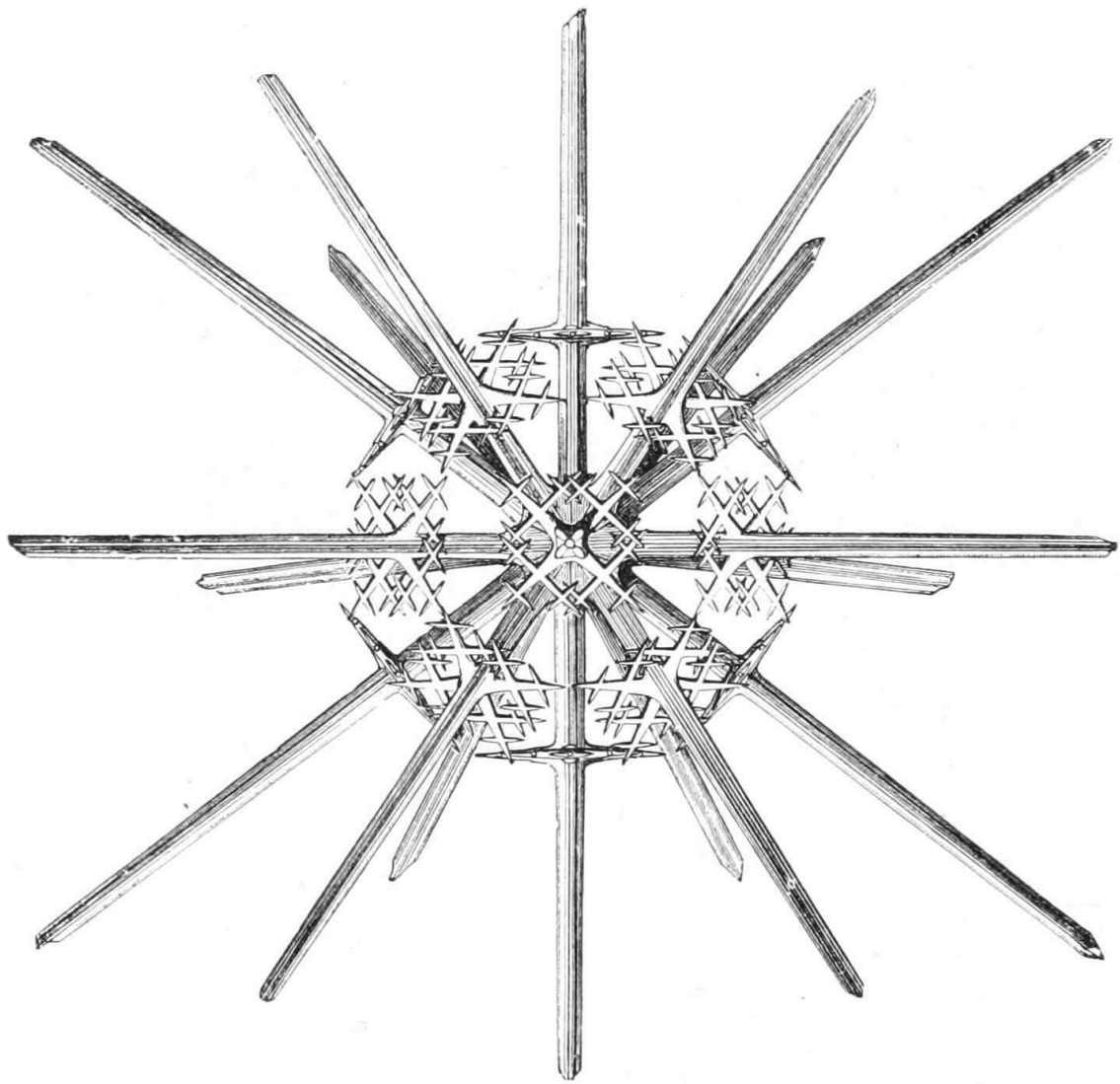
[back](#)



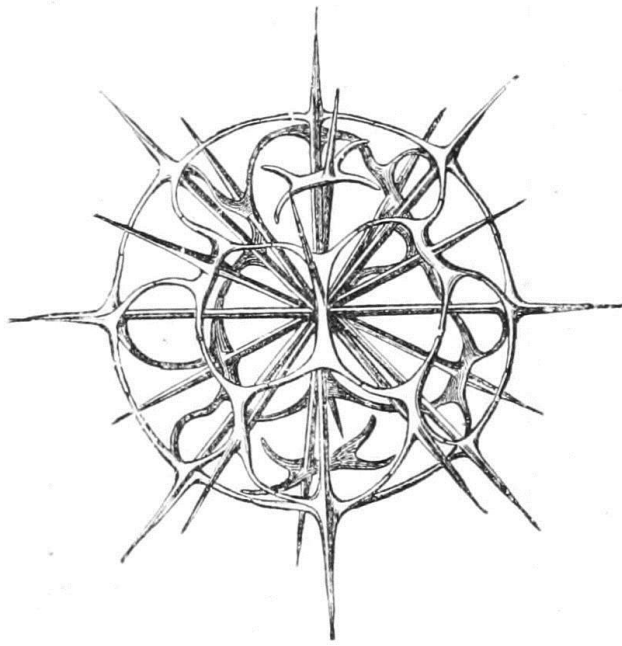
[back](#)



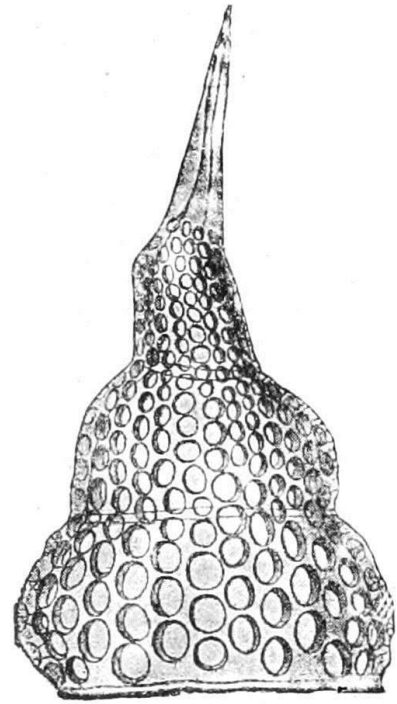
[back](#)



[back](#)

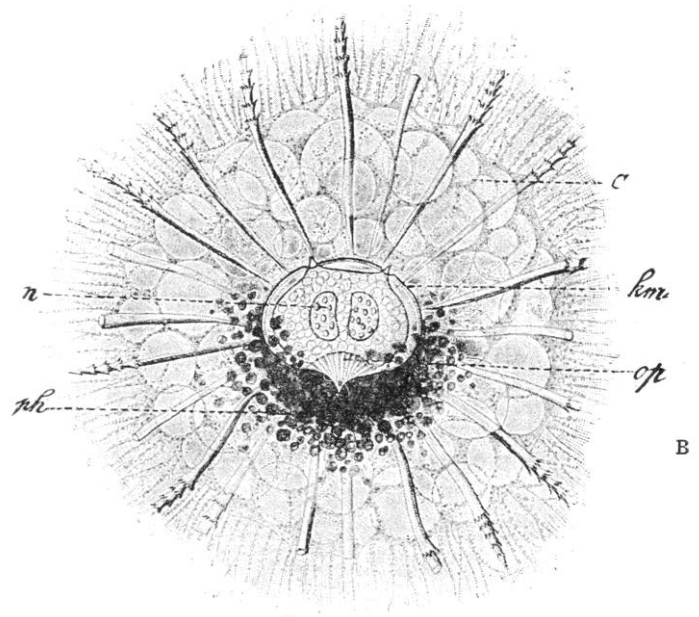
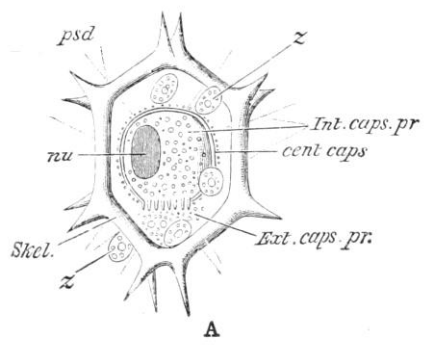


A

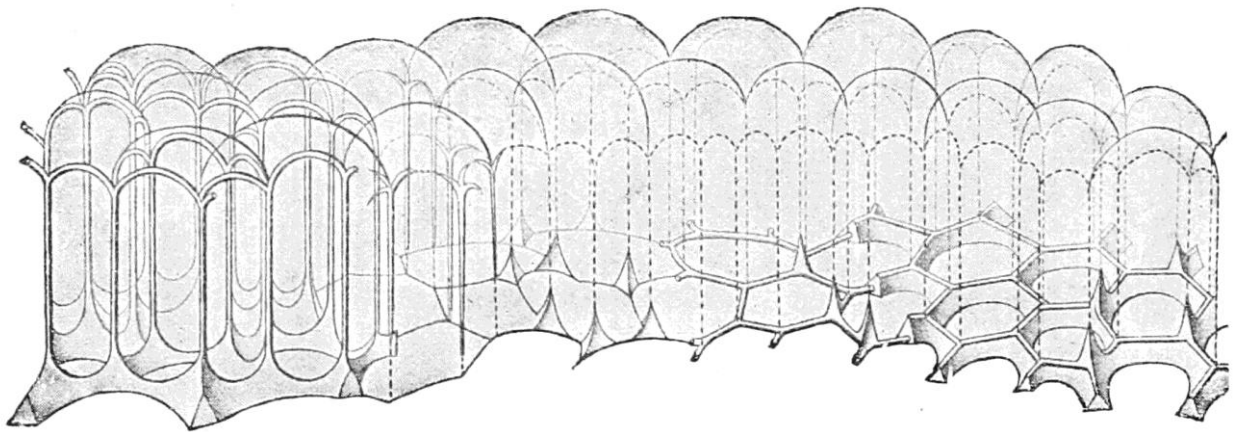


B

[back](#)



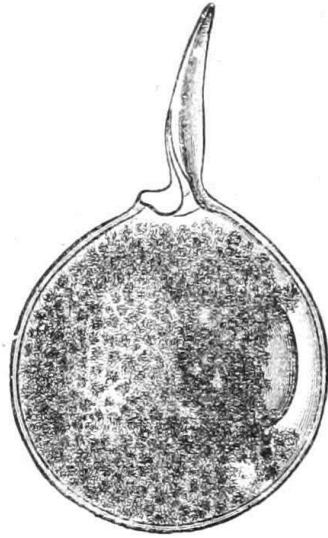
[back](#)



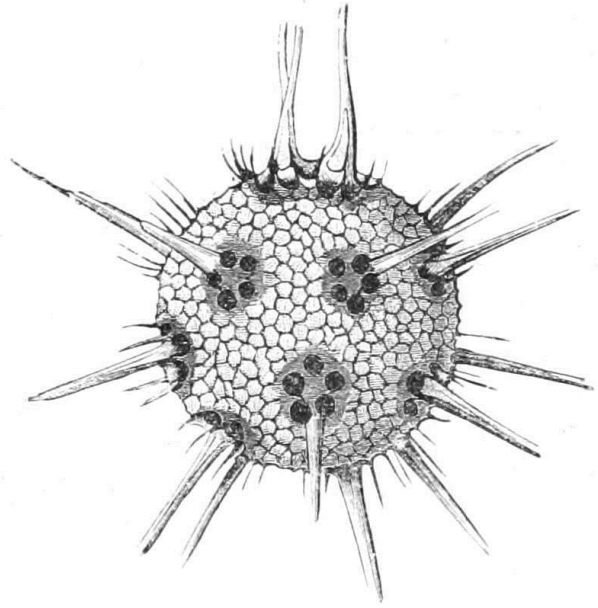
[back](#)



A

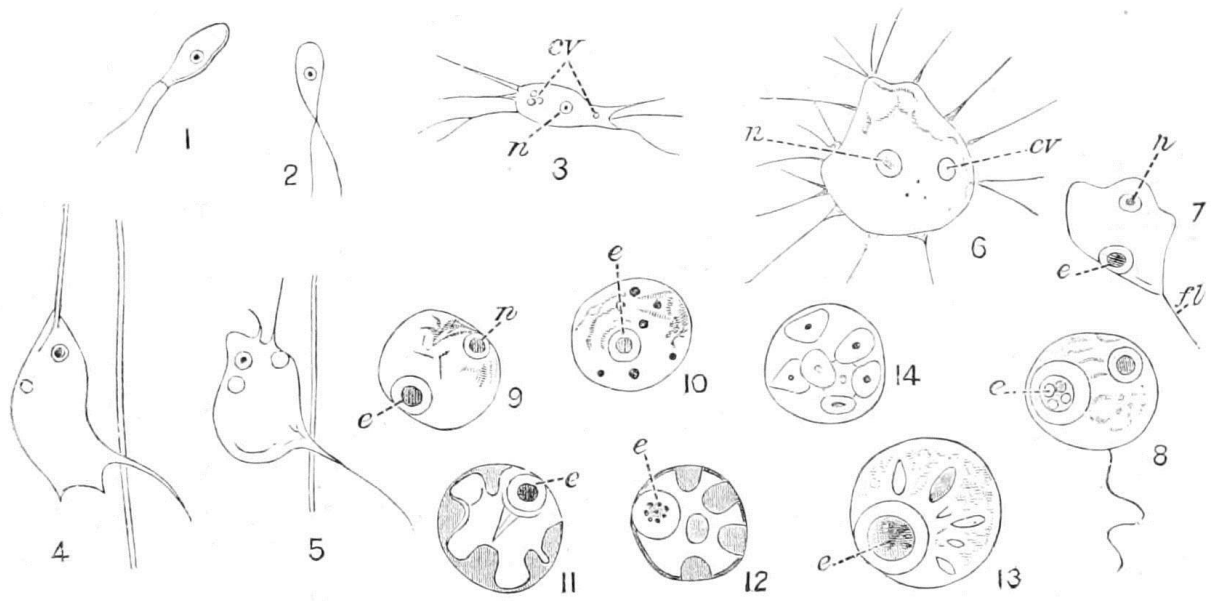


B

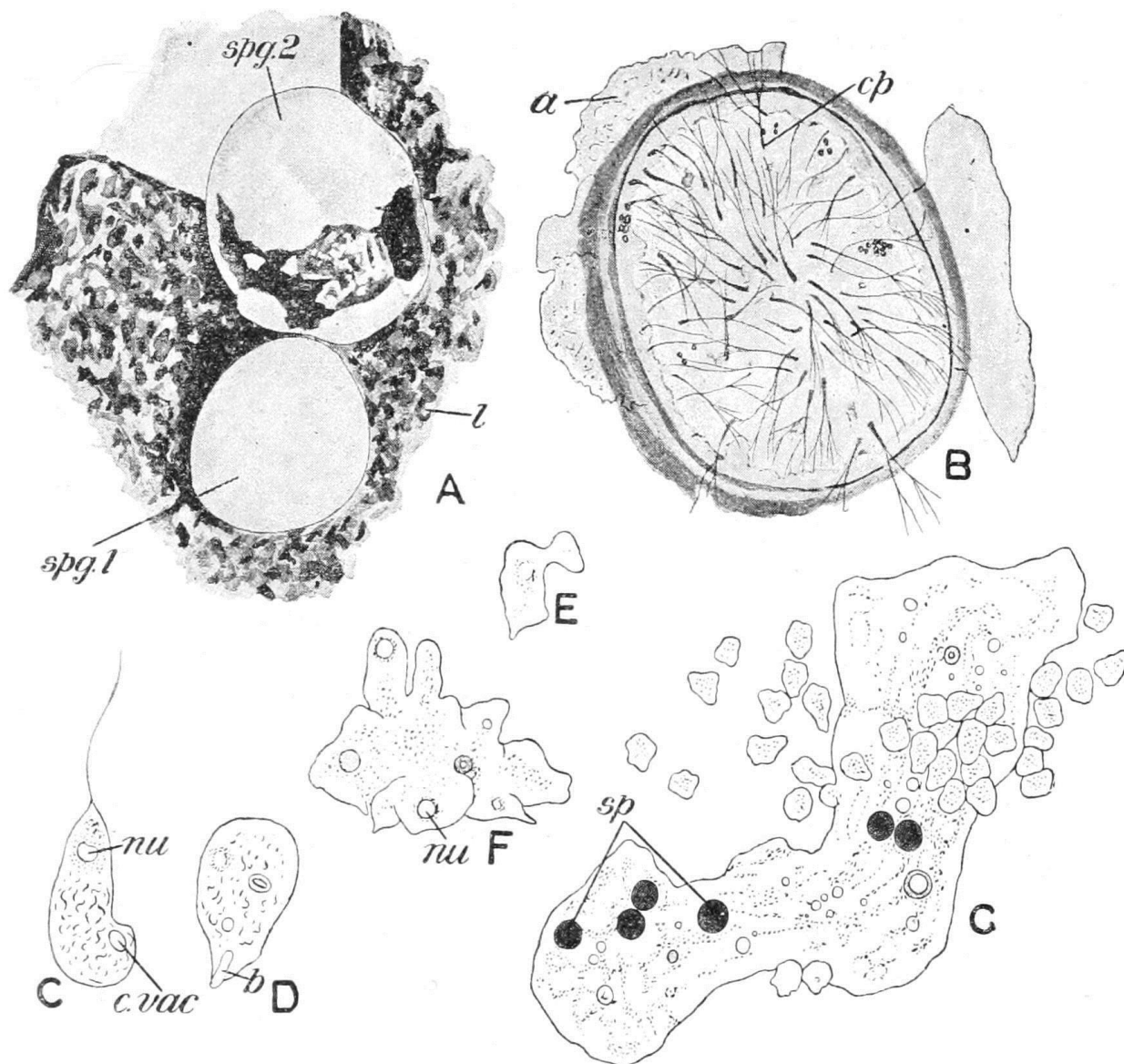


C

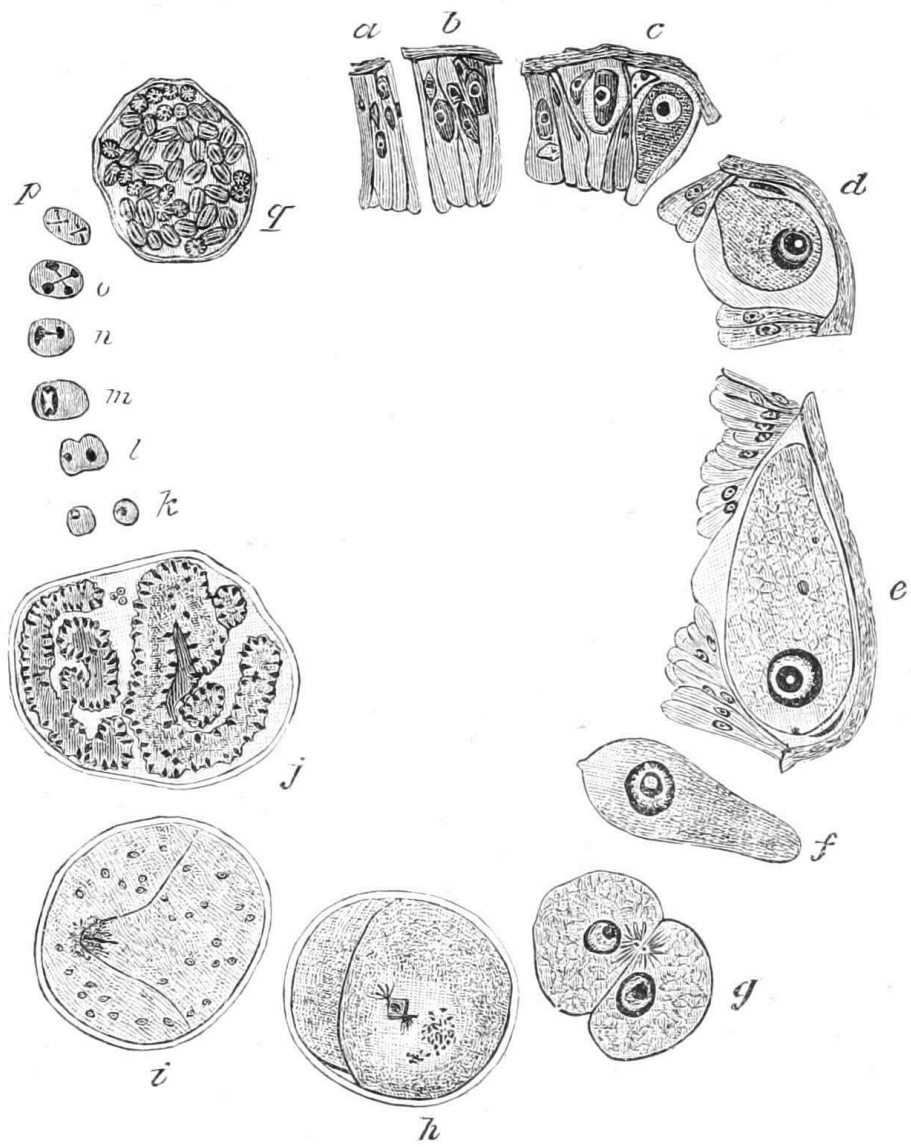
[back](#)



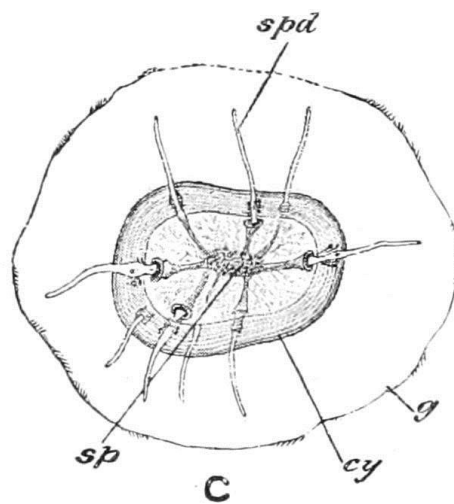
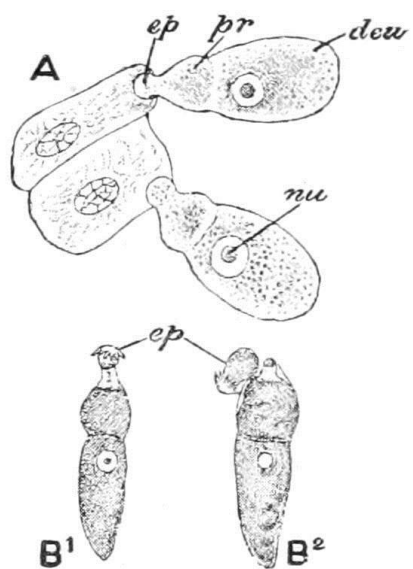
[back](#)



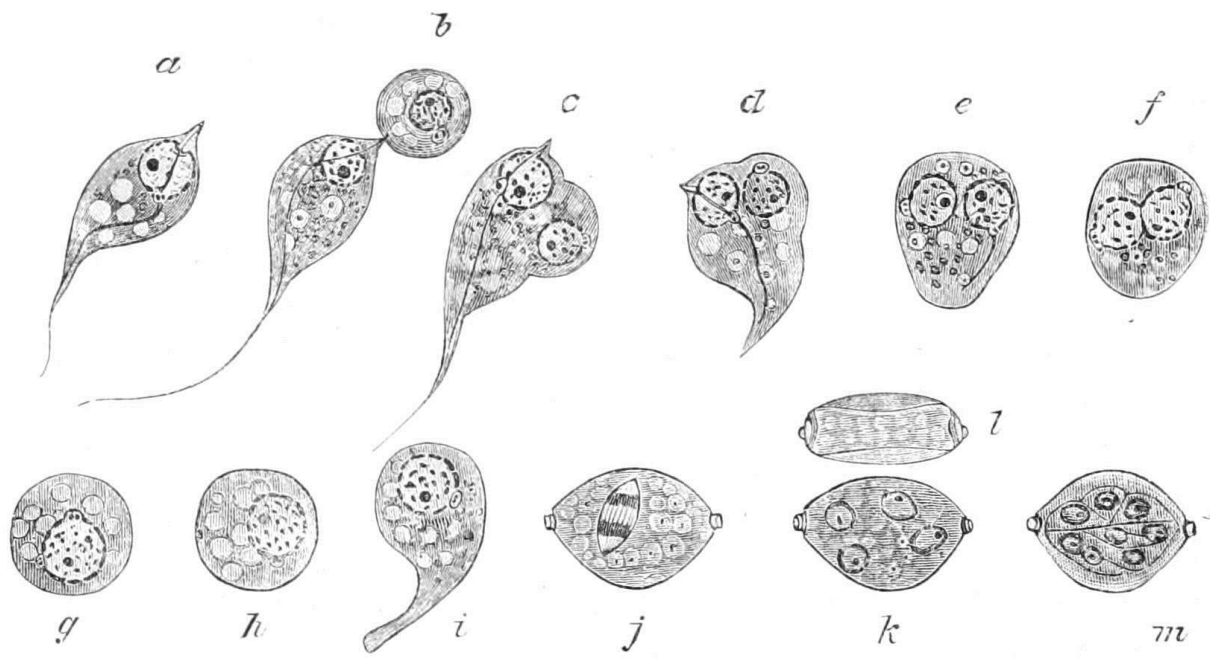
[back](#)



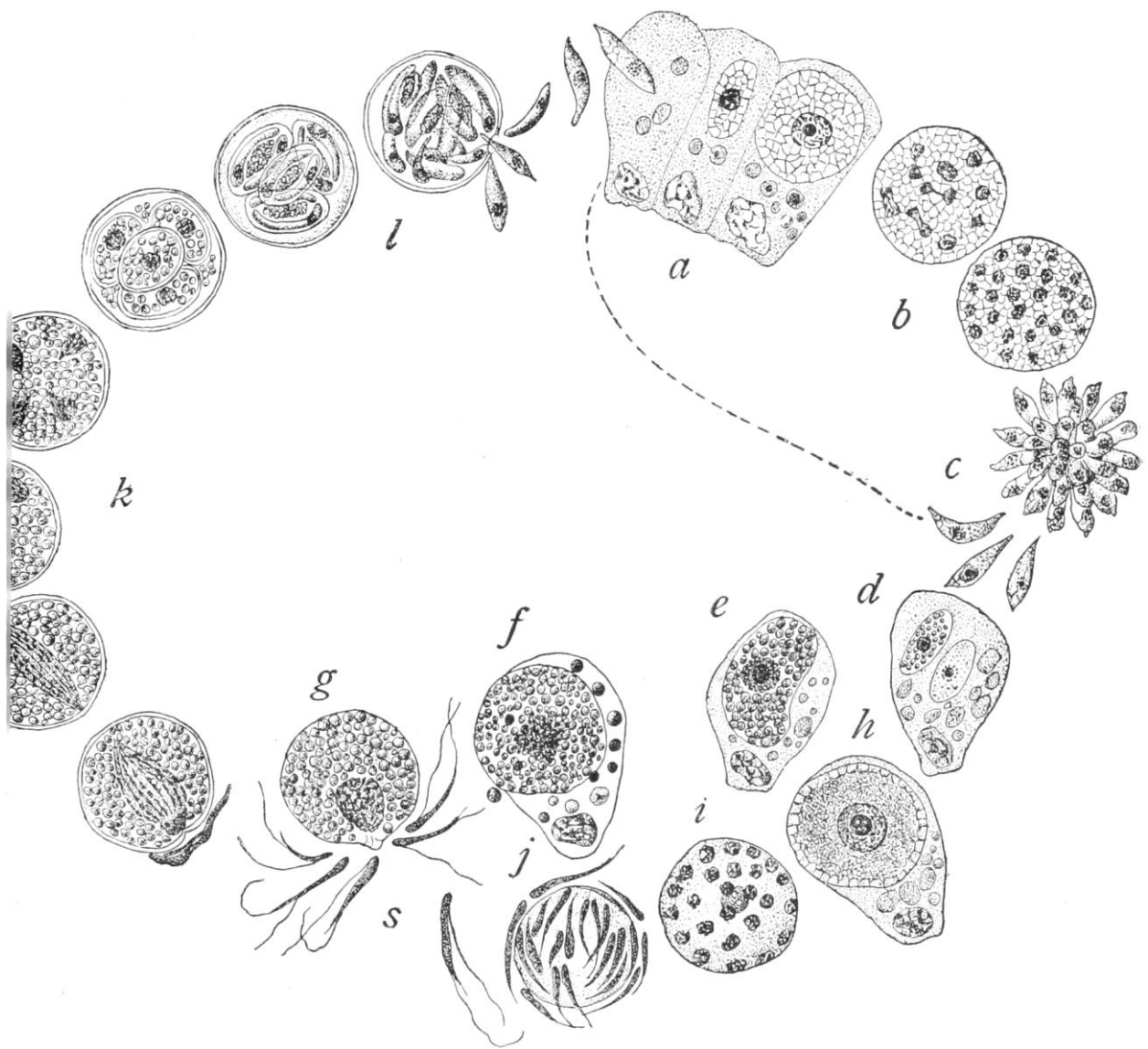
[back](#)



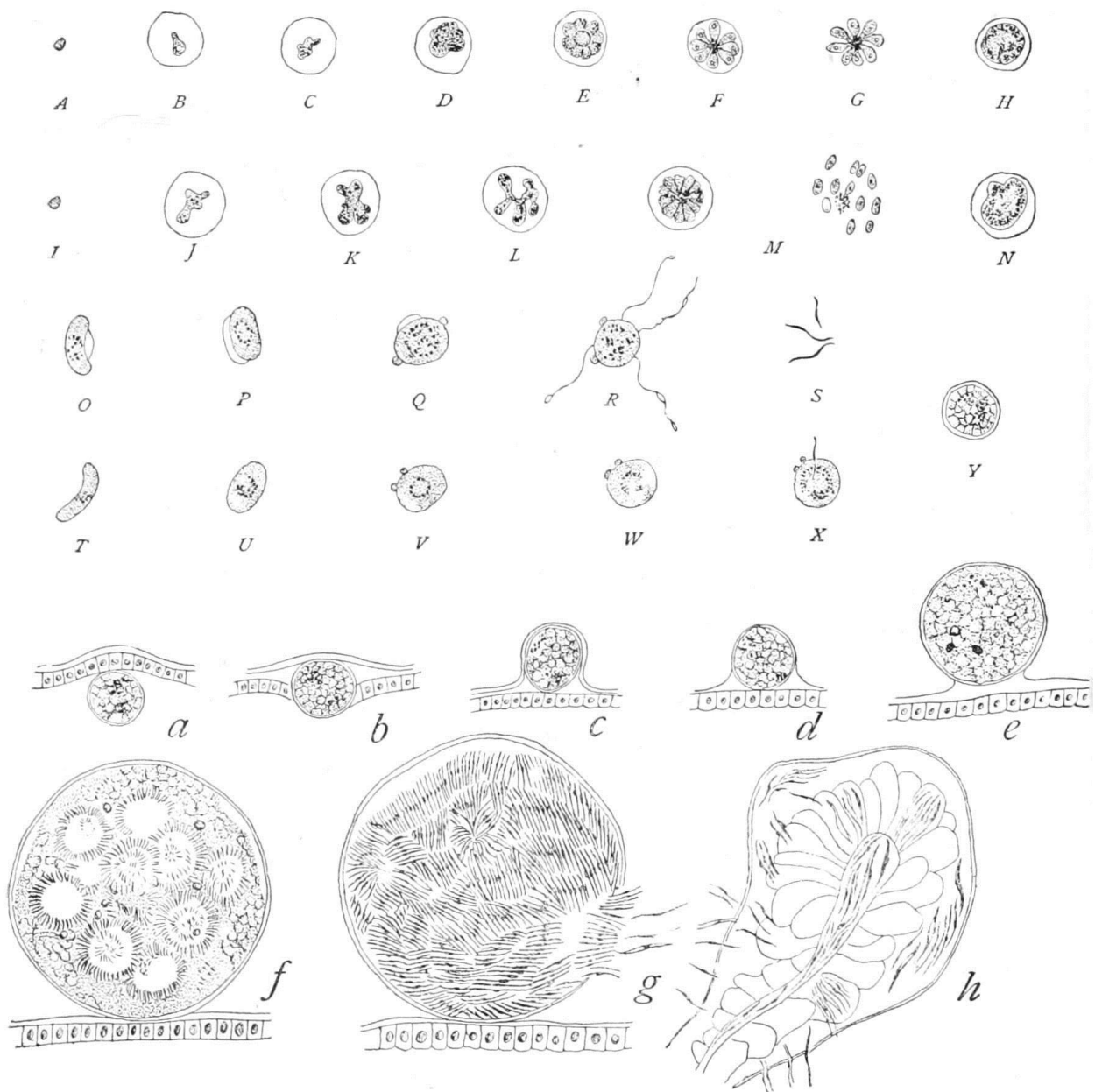
[back](#)



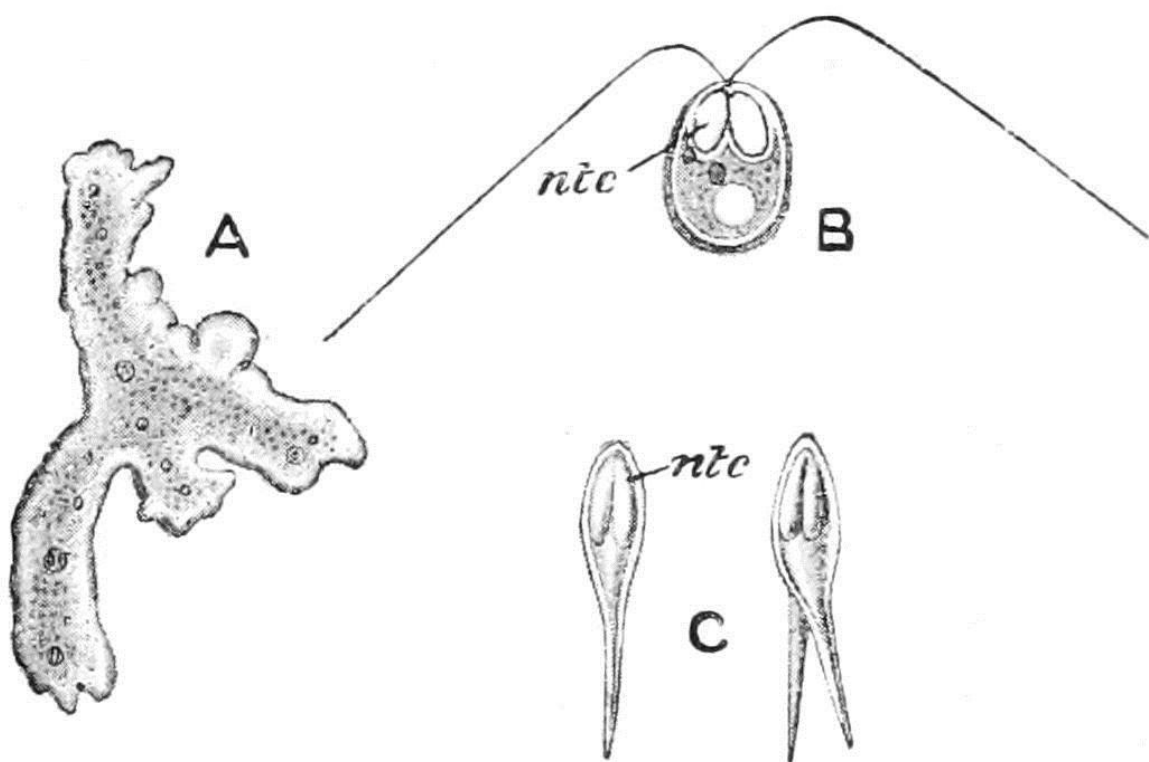
[back](#)



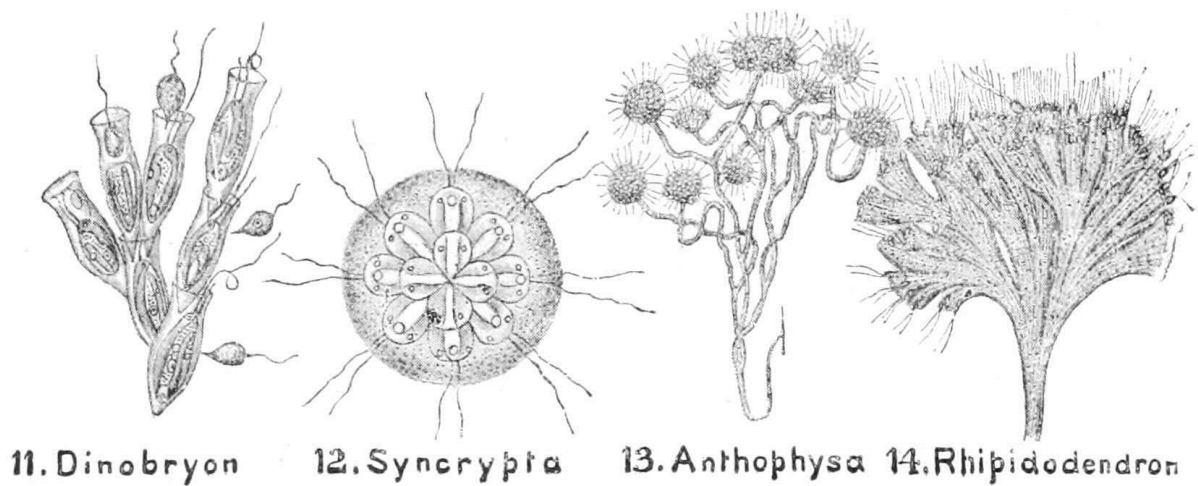
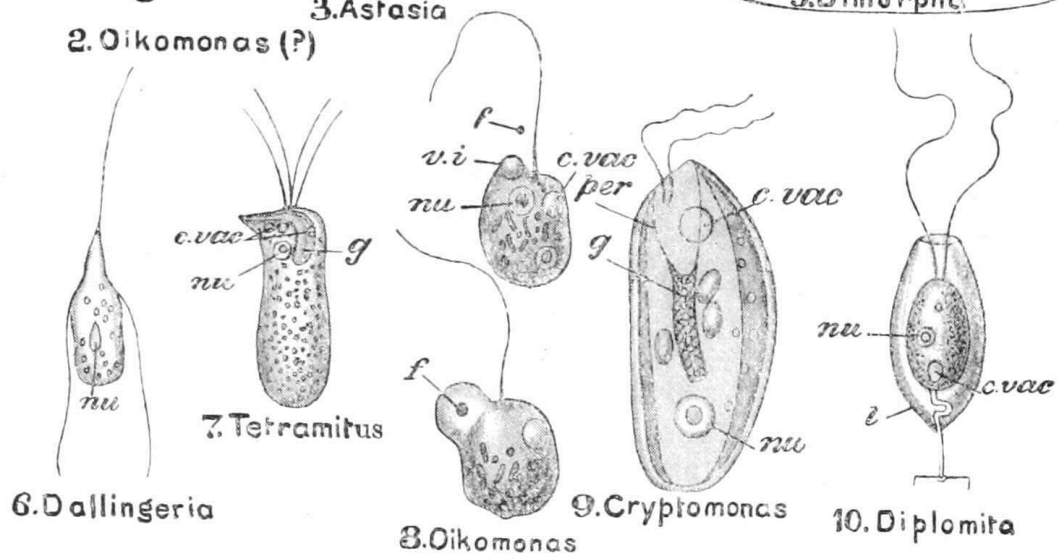
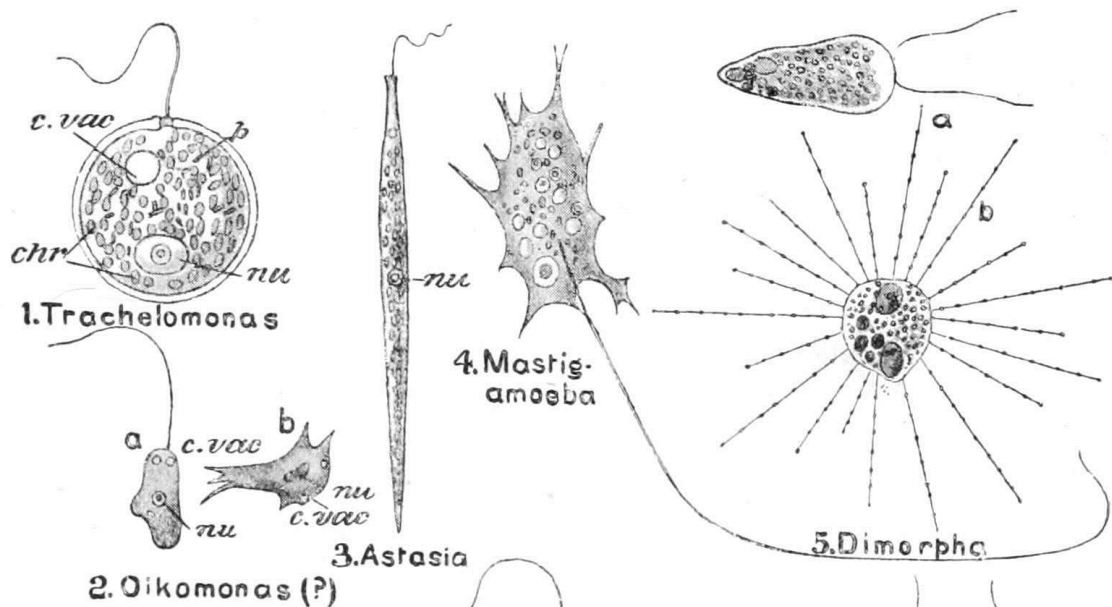
[back](#)



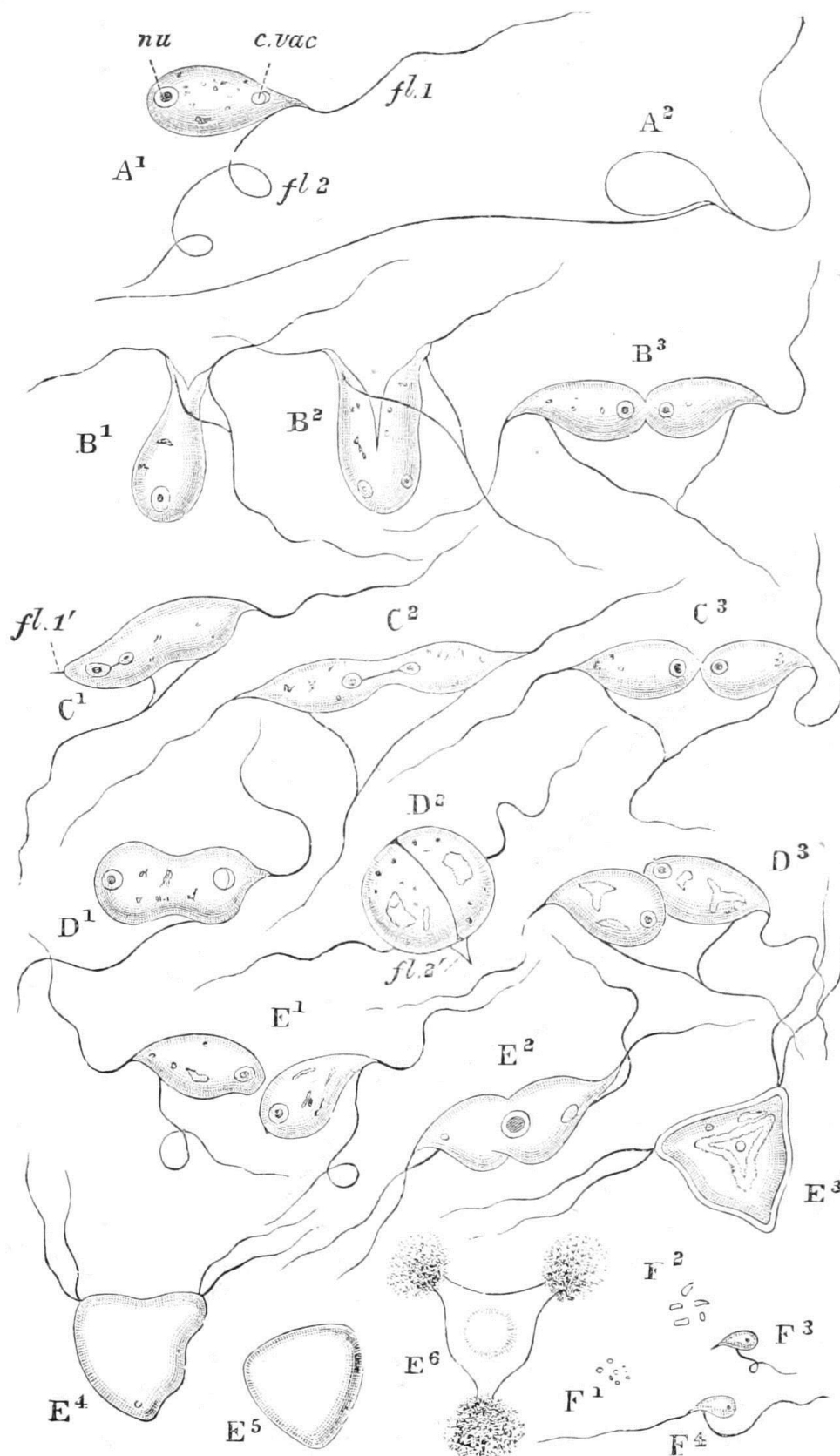
[back](#)



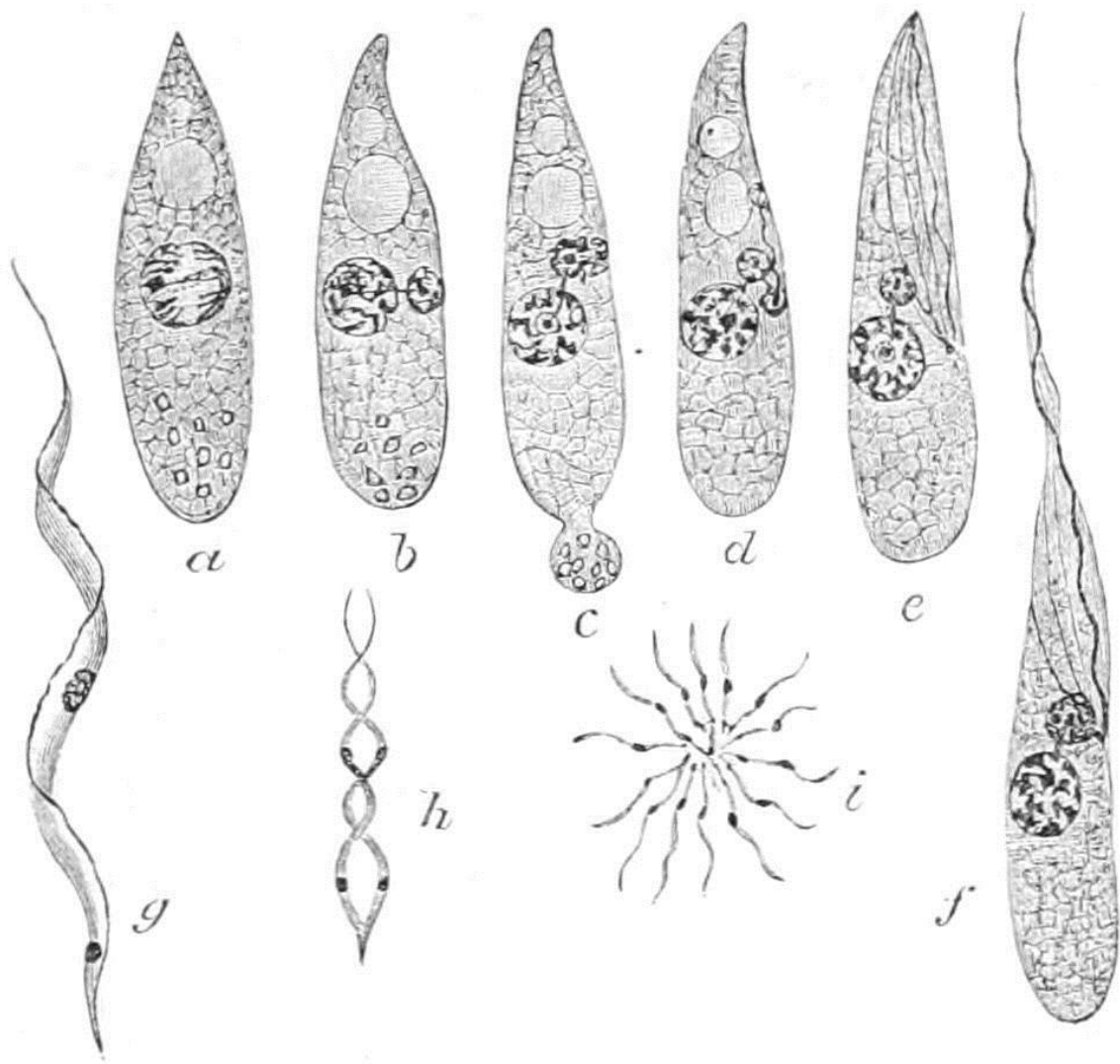
[back](#)



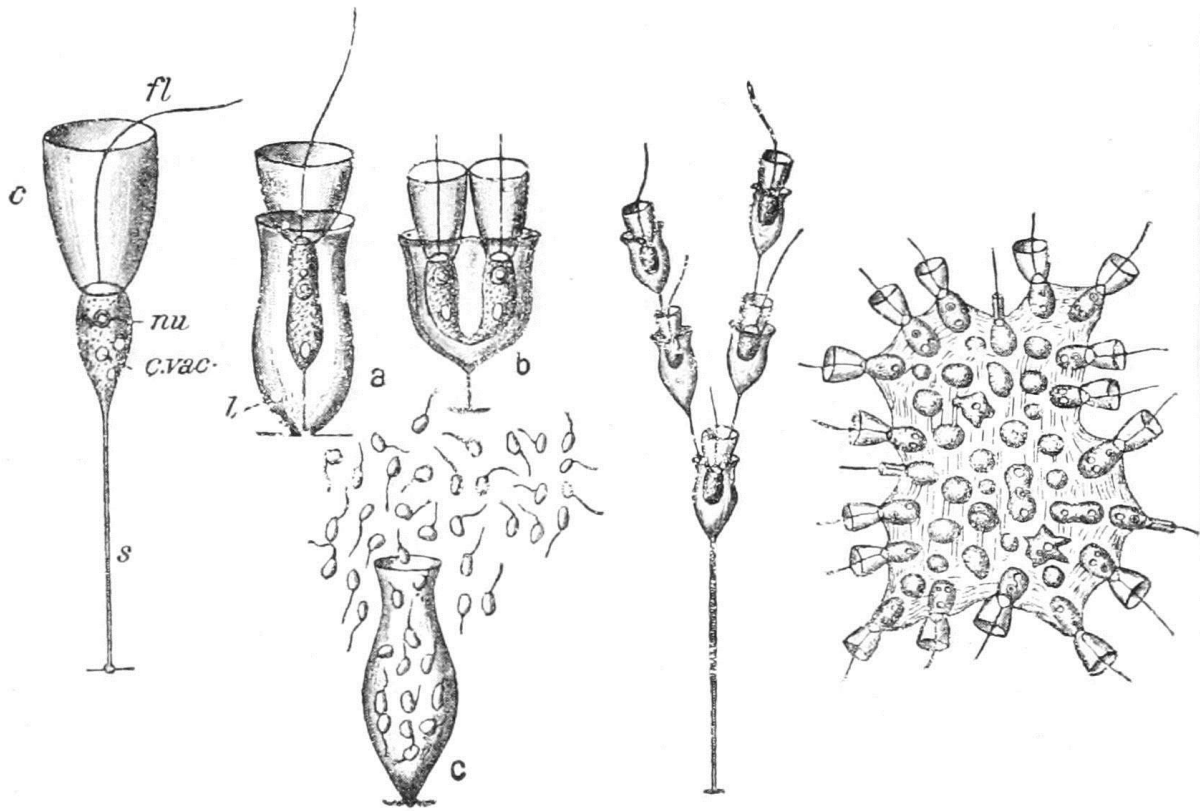
[back](#)



[back](#)



[back](#)



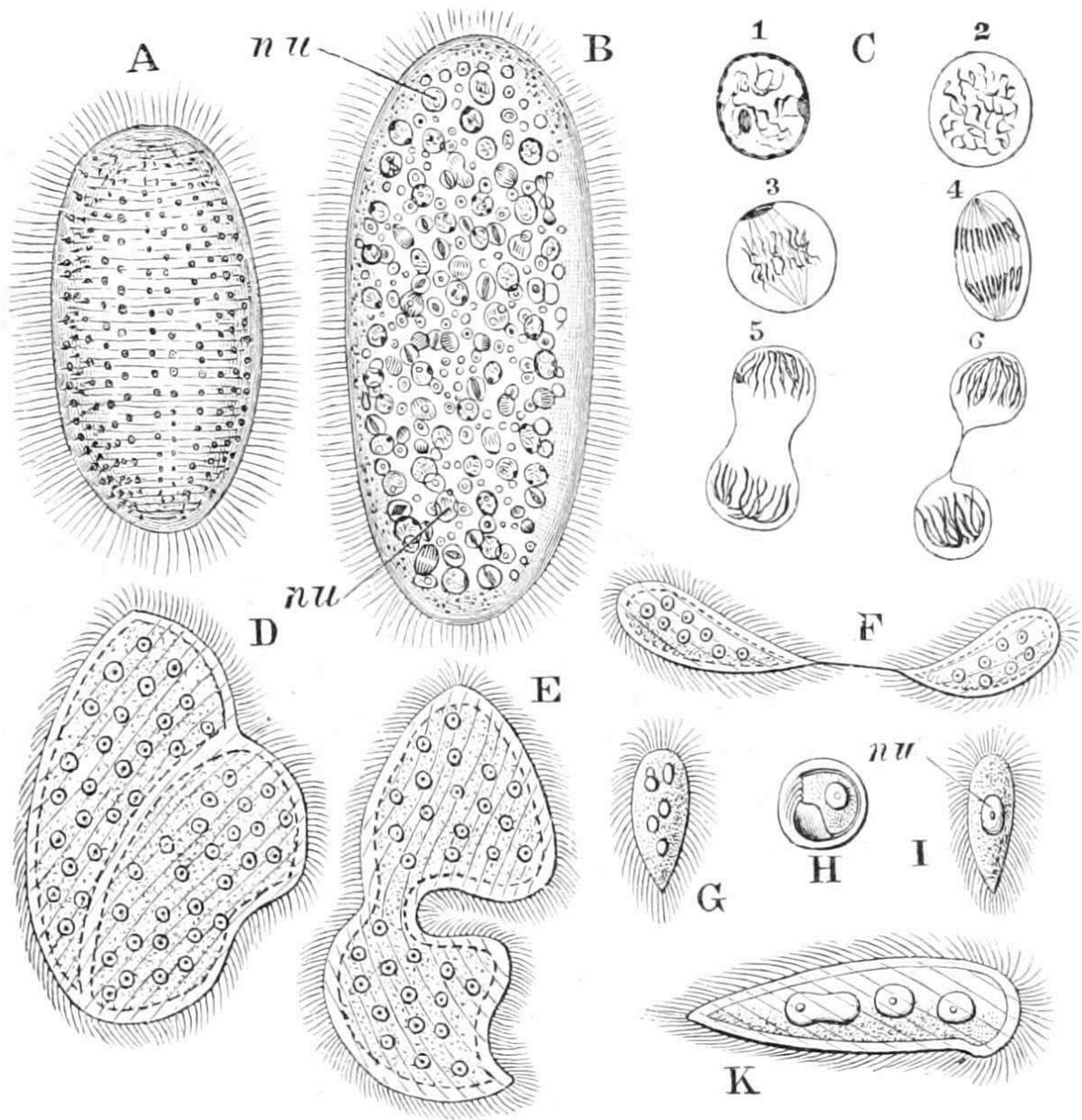
1. Monosiga.

2. Salpingoeca.

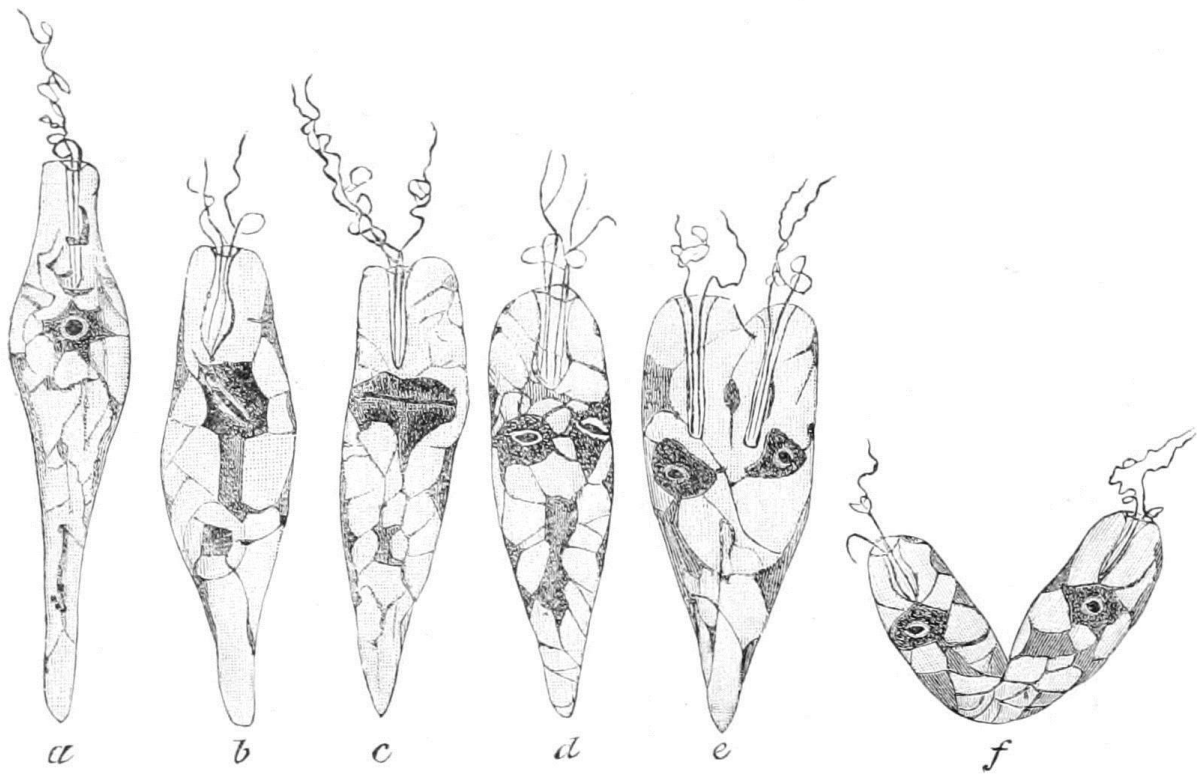
3. Polyoeca.

4. Proterospongia.

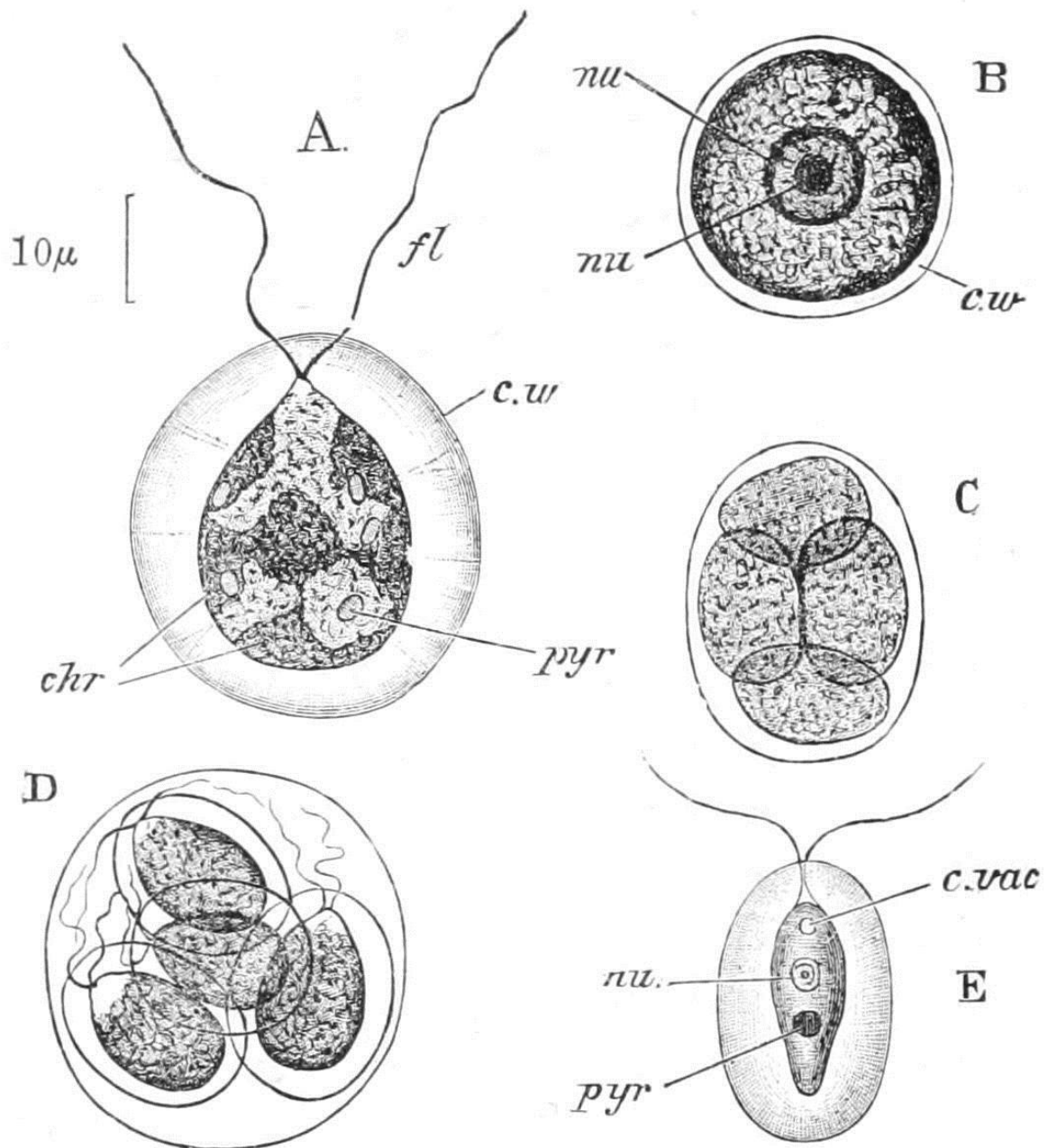
[back](#)



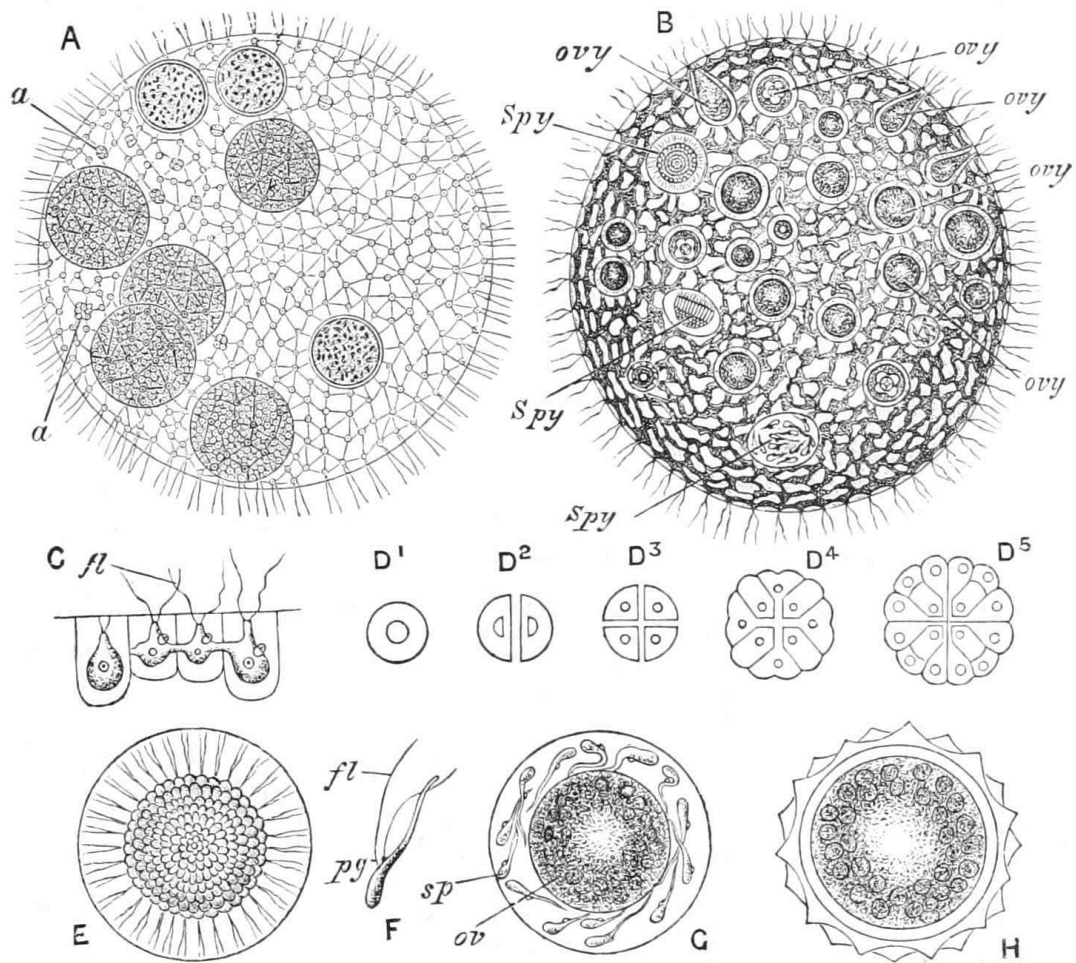
[back](#)



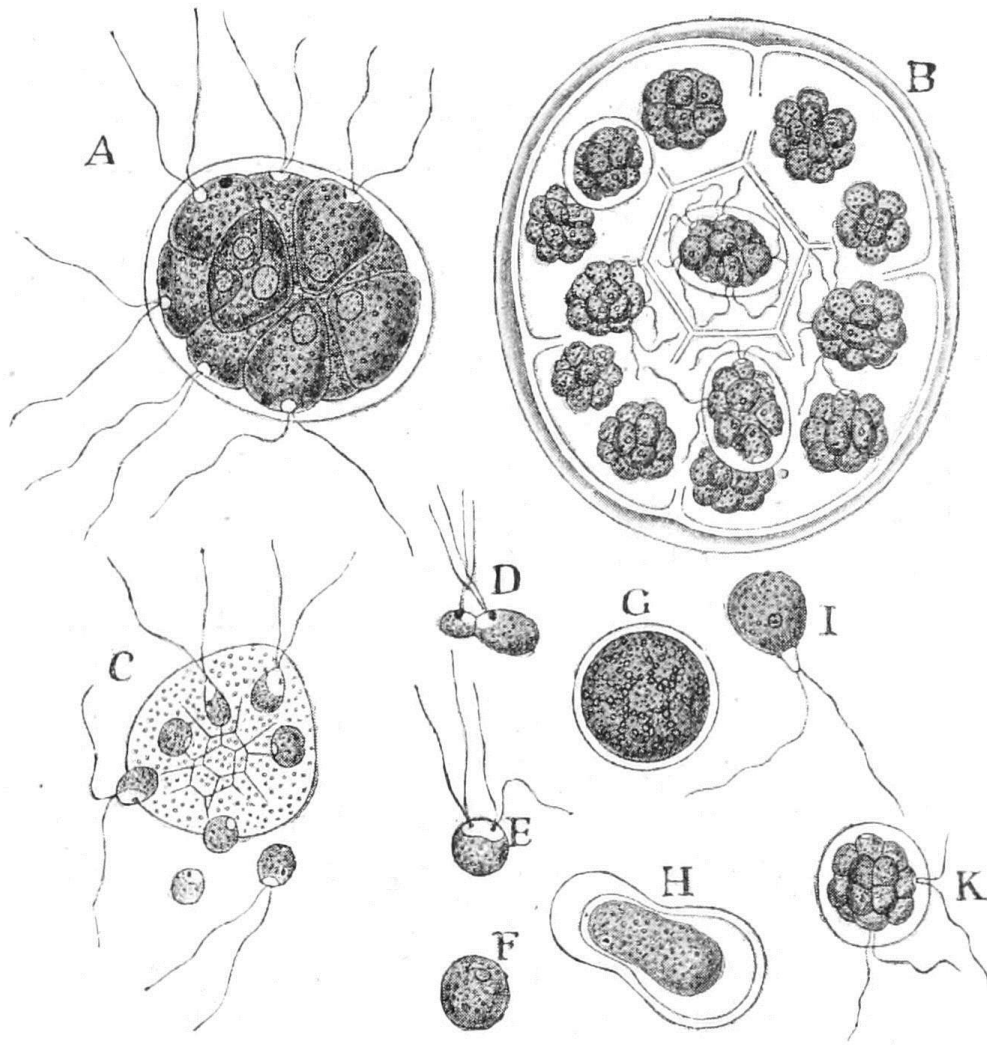
[back](#)



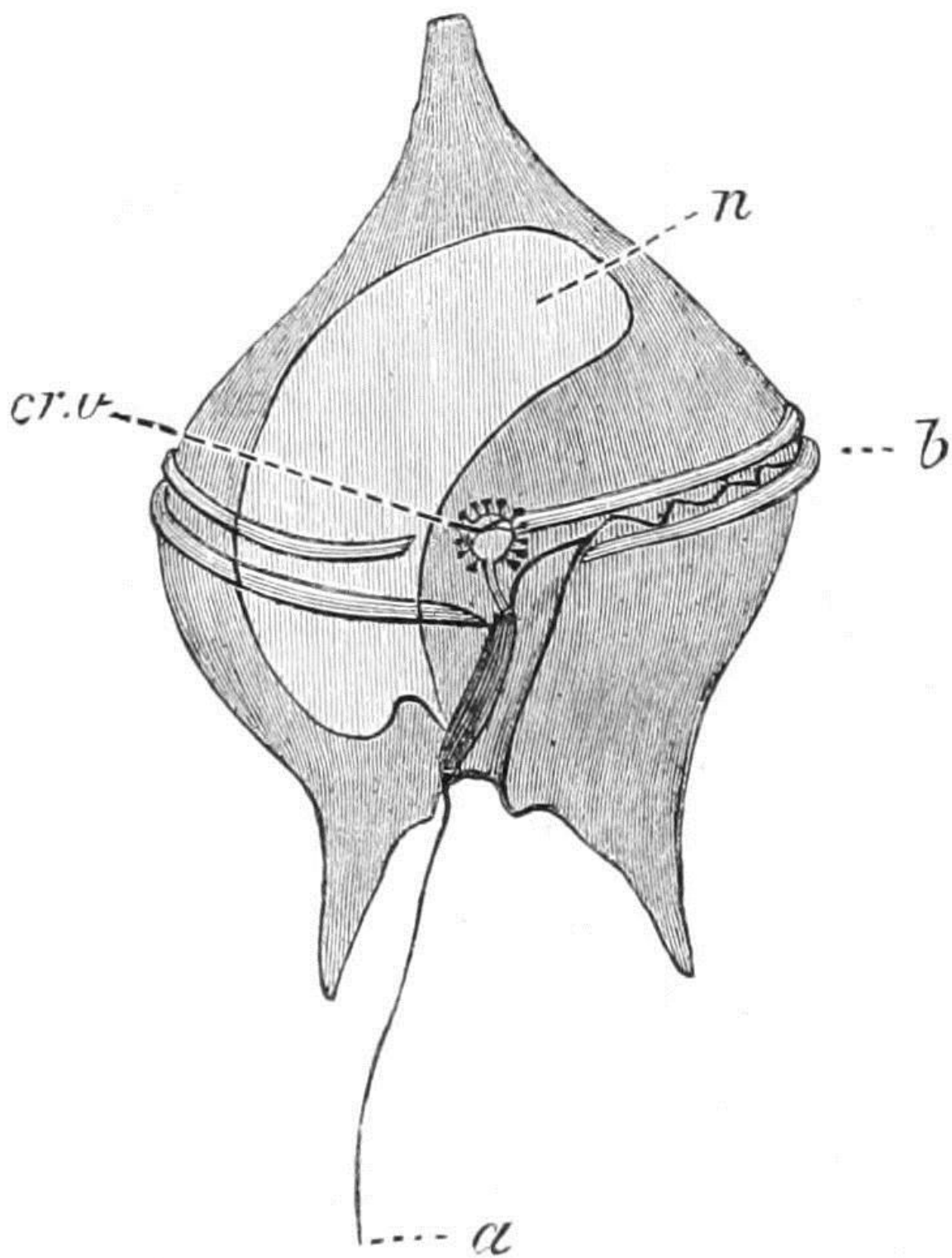
[back](#)



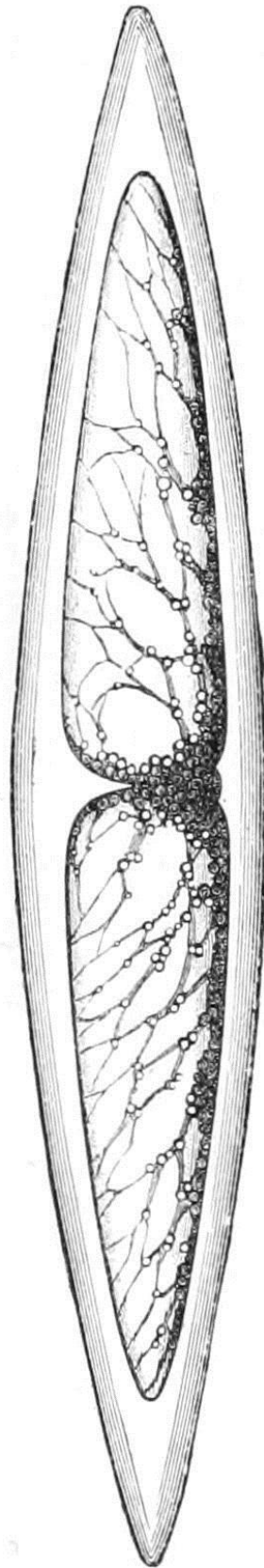
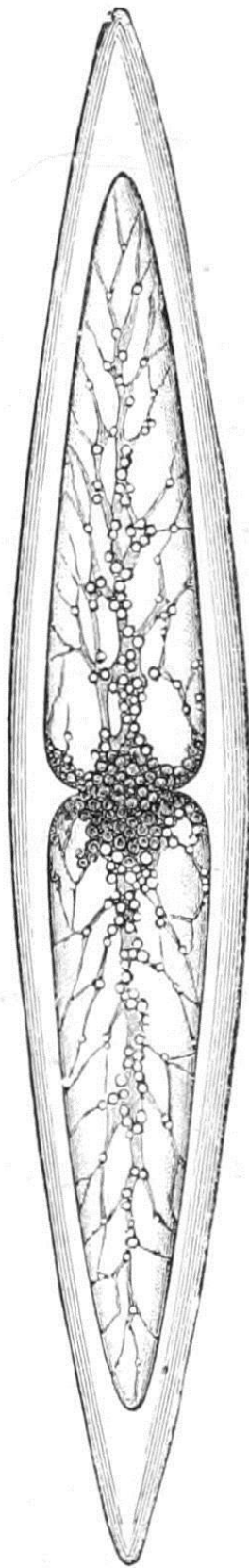
[back](#)



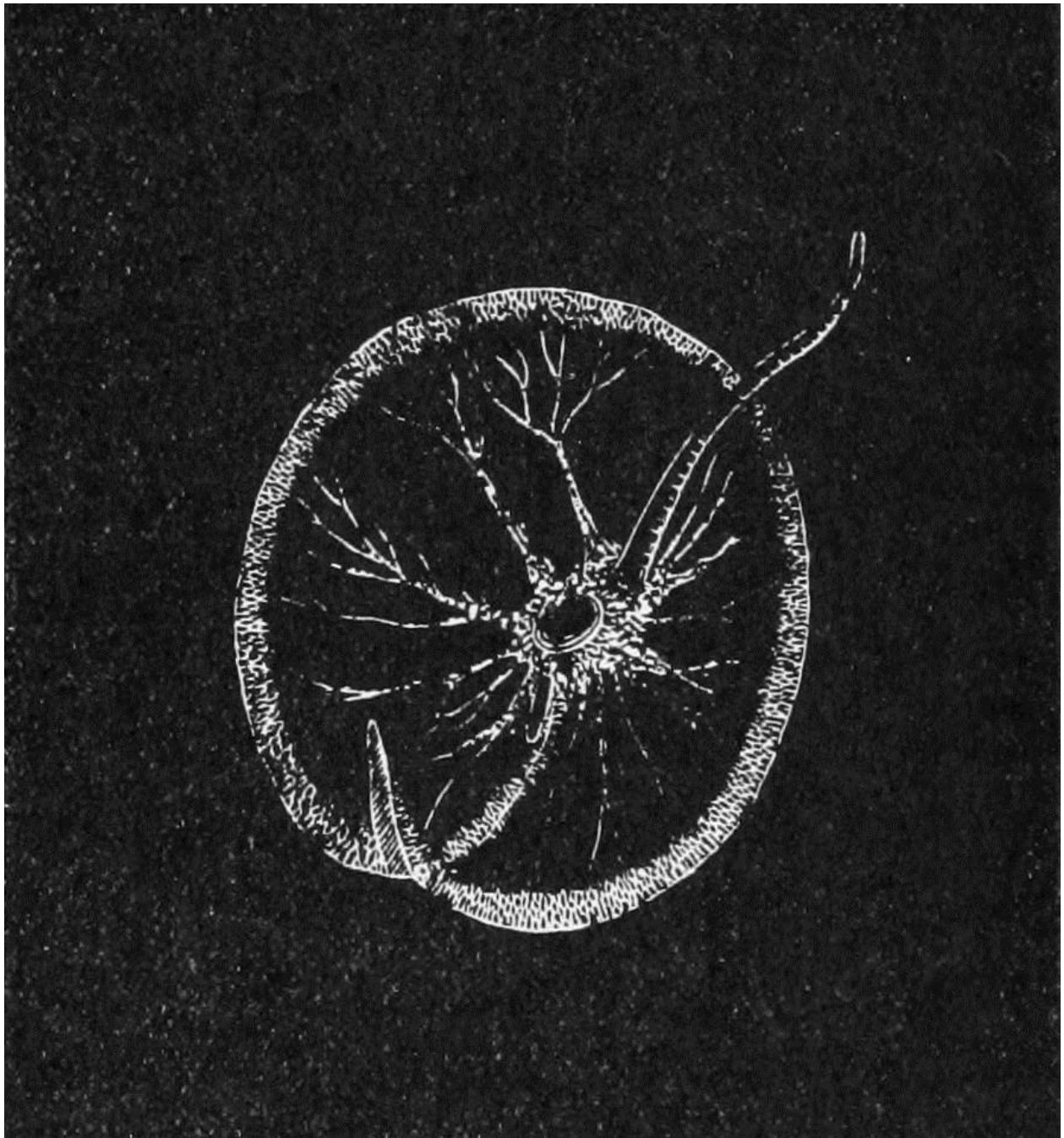
[back](#)



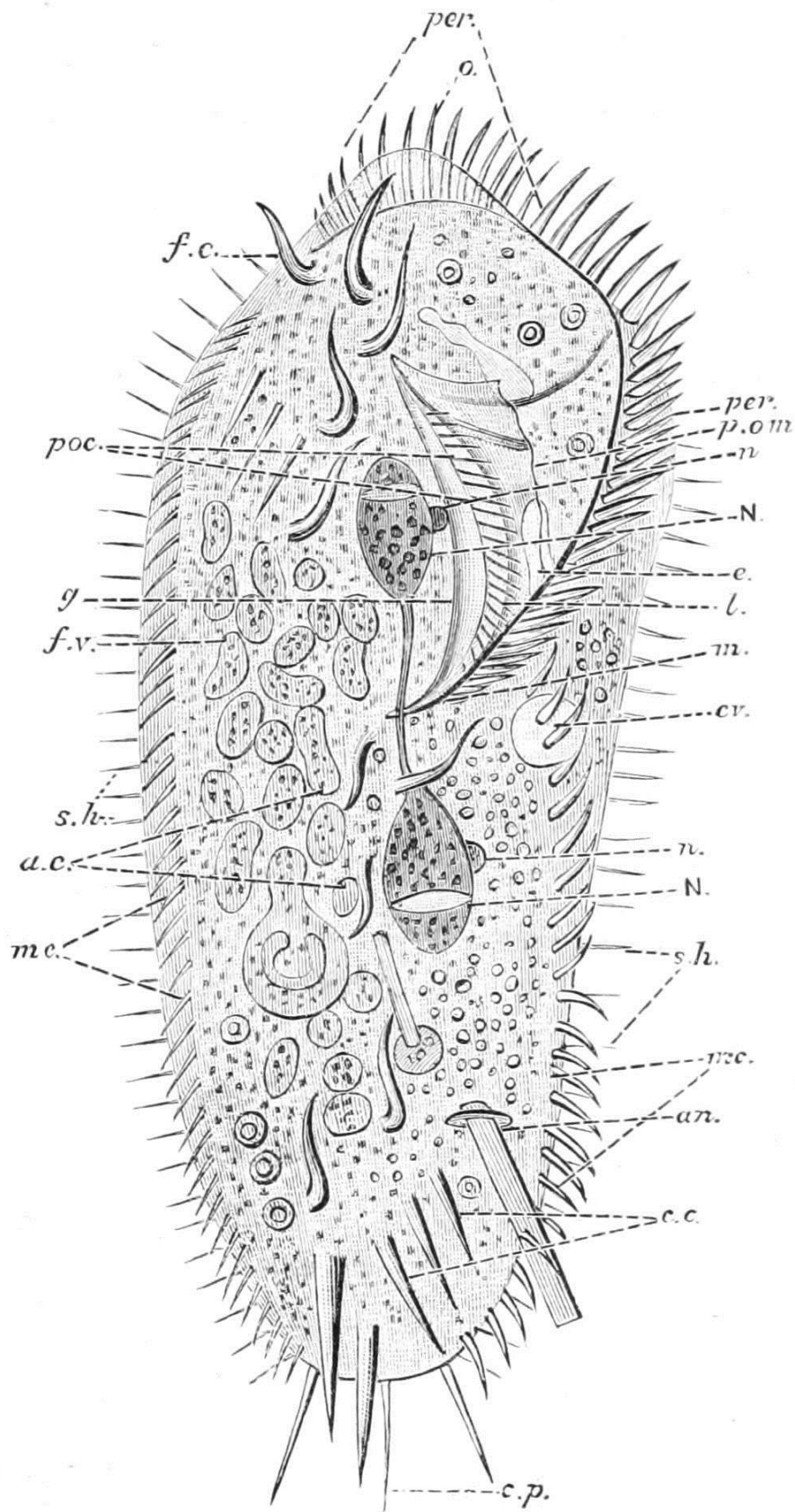
[back](#)



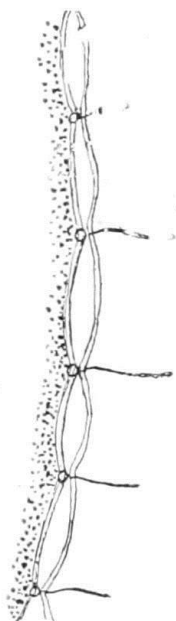
[back](#)



[back](#)

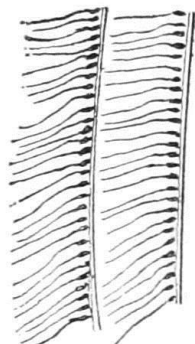
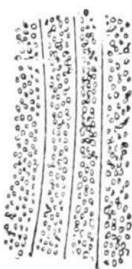


[back](#)

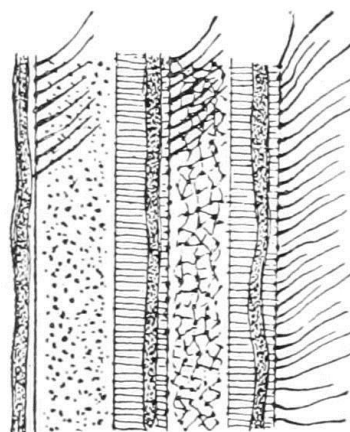


a

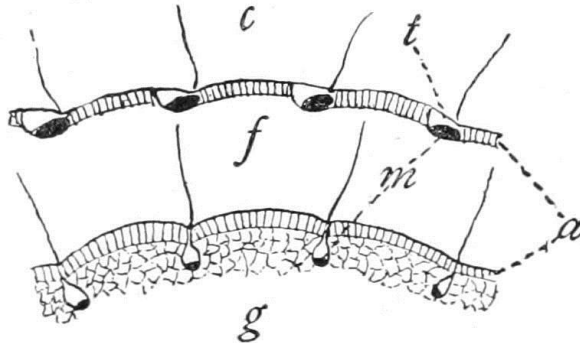
b



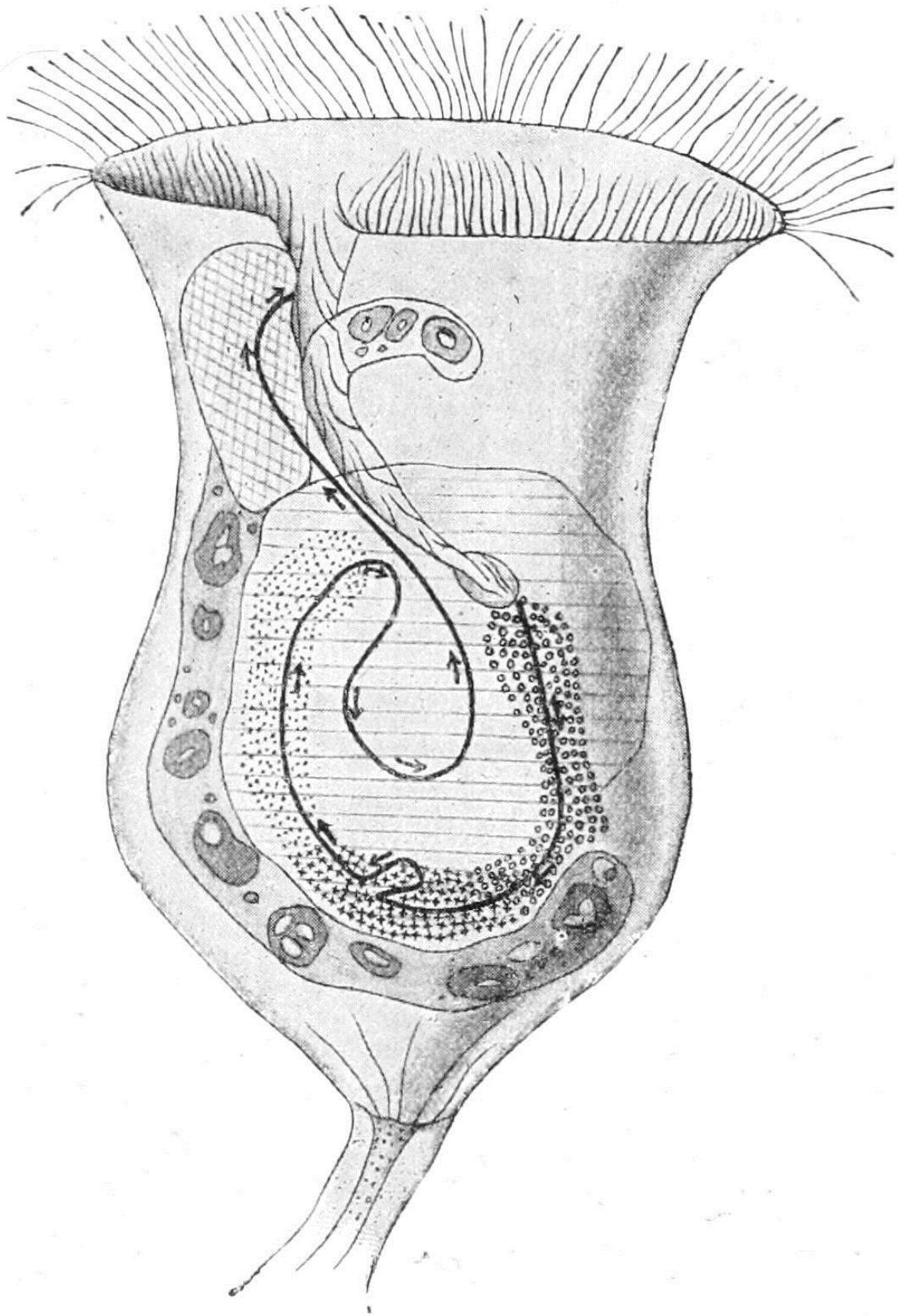
e



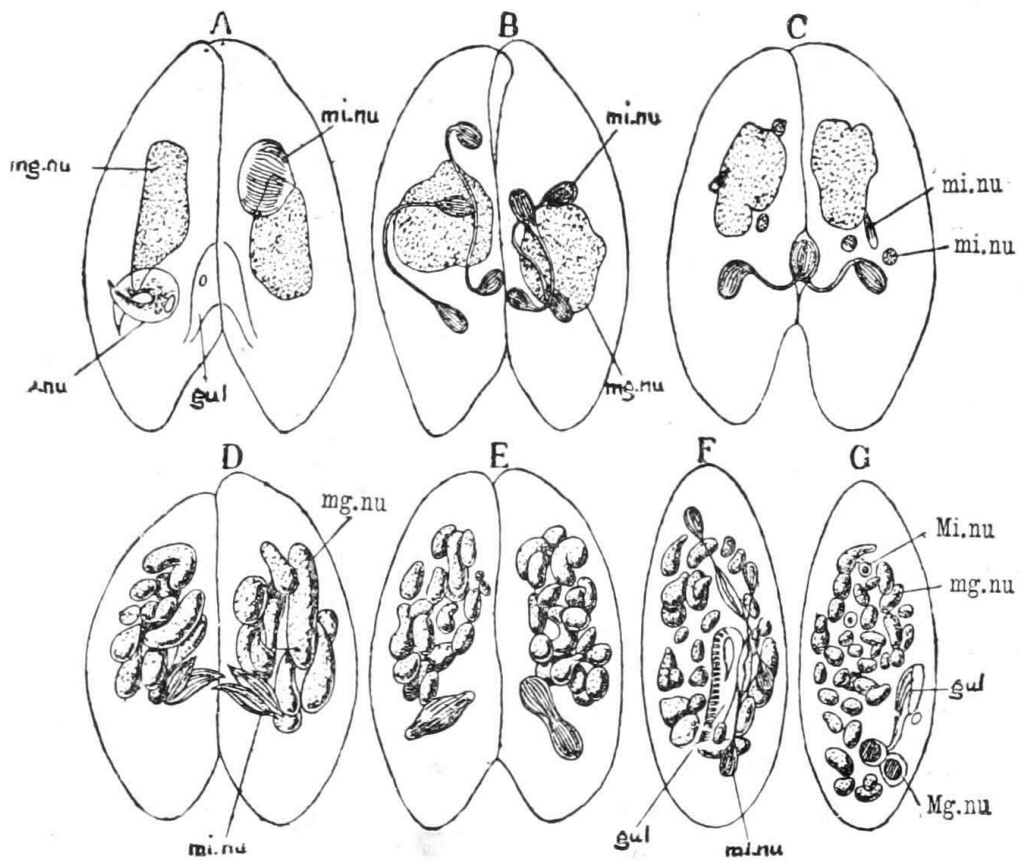
d



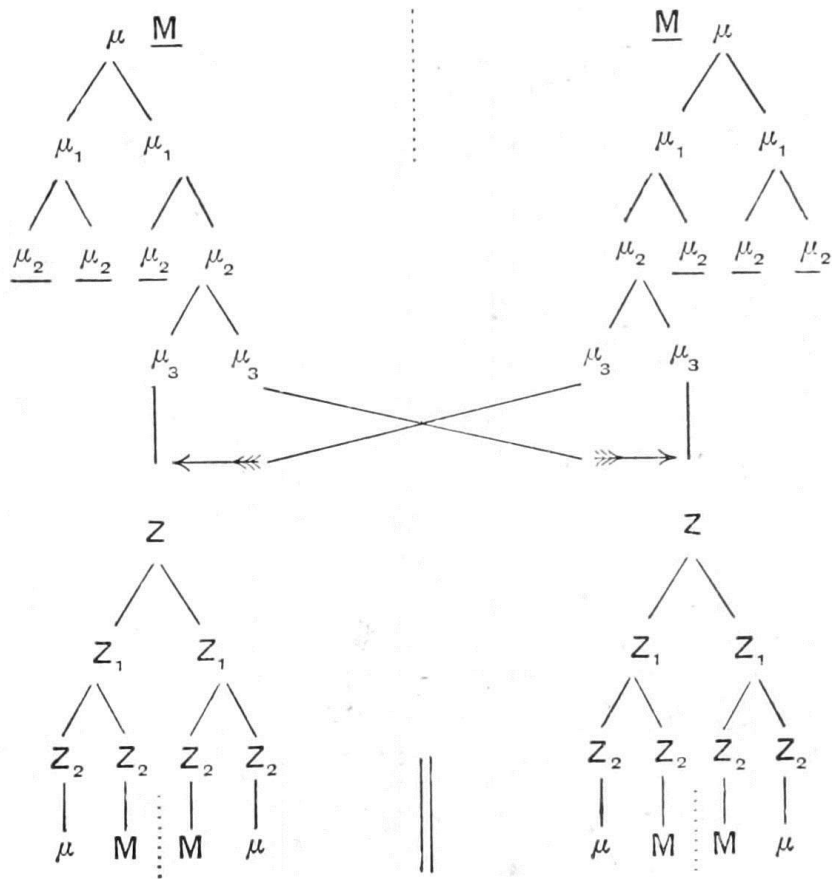
[back](#)



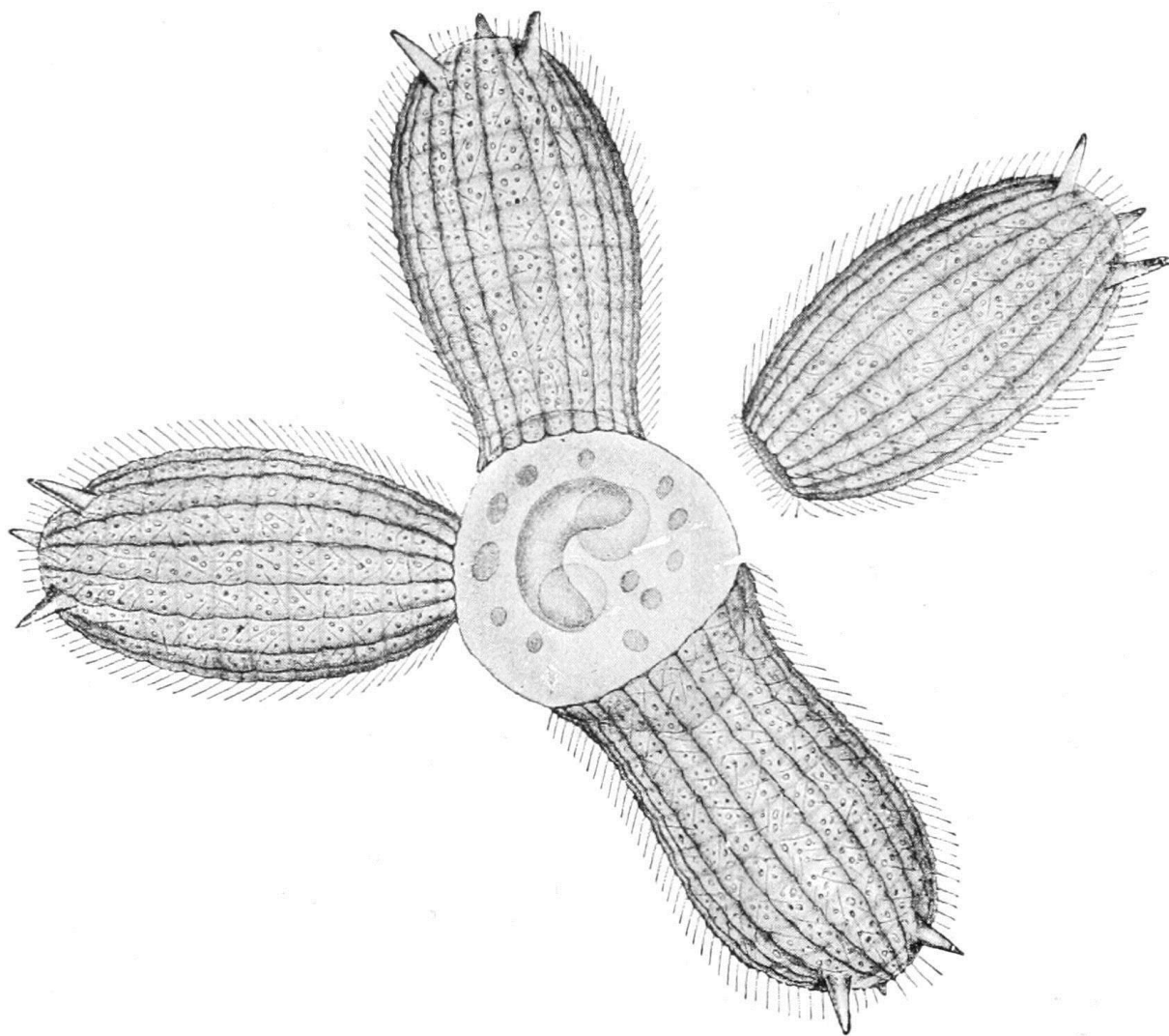
[back](#)



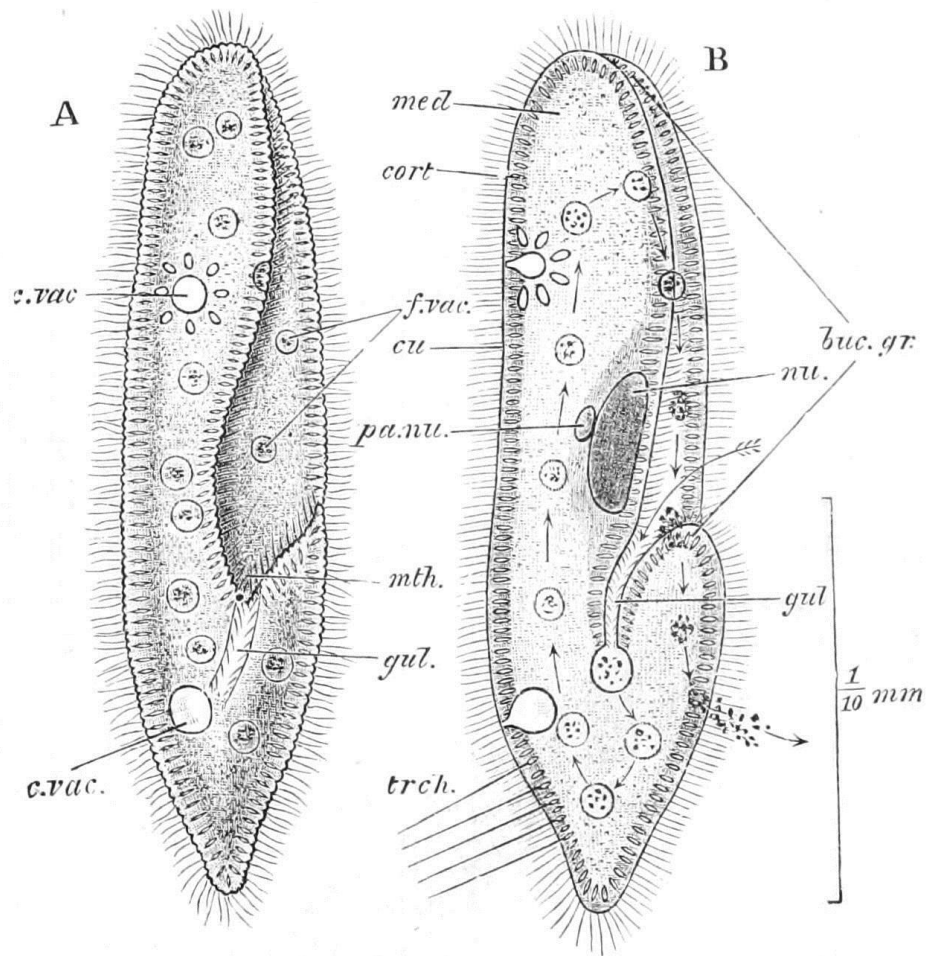
[back](#)



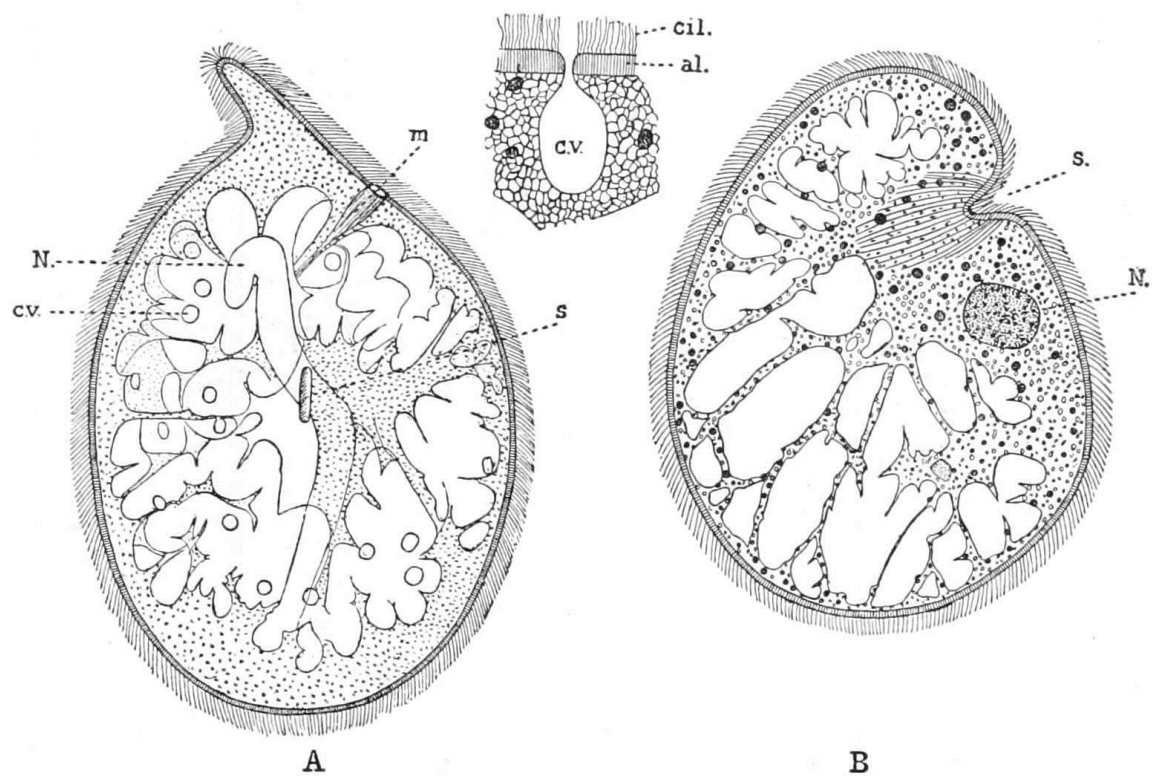
[back](#)



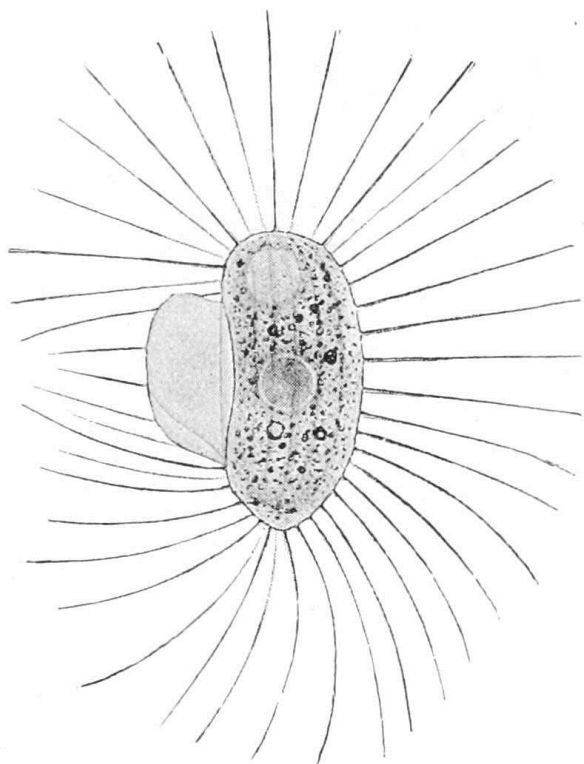
[back](#)



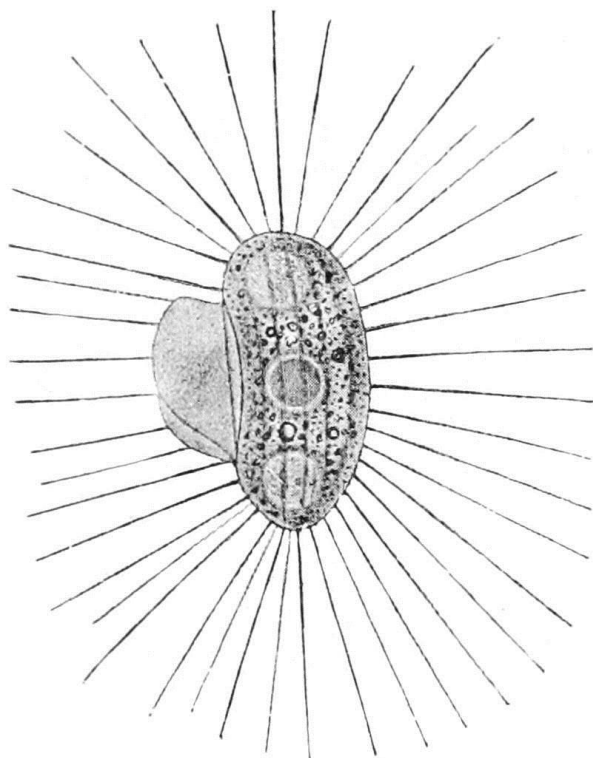
[back](#)



[back](#)

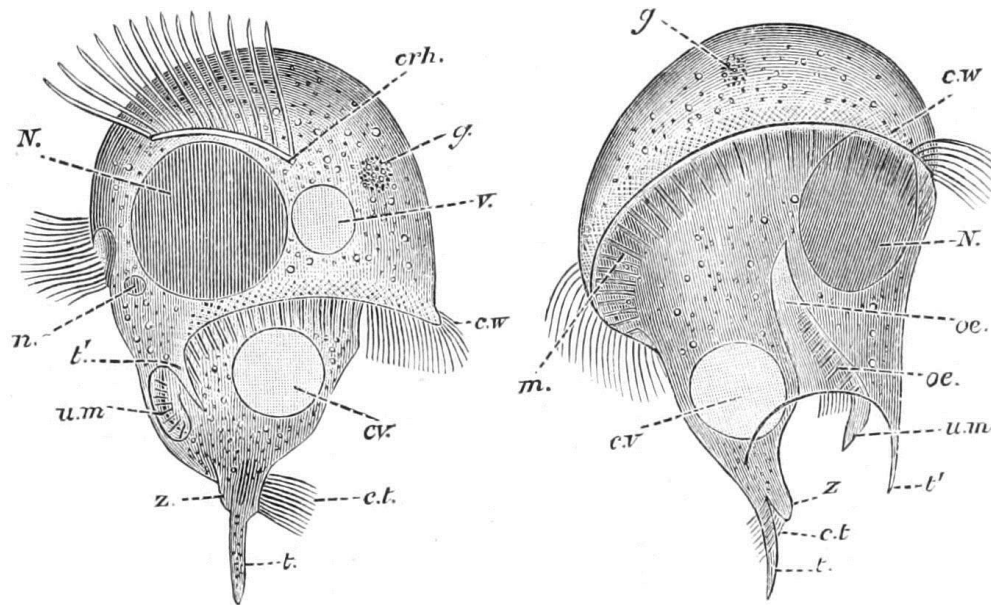


A

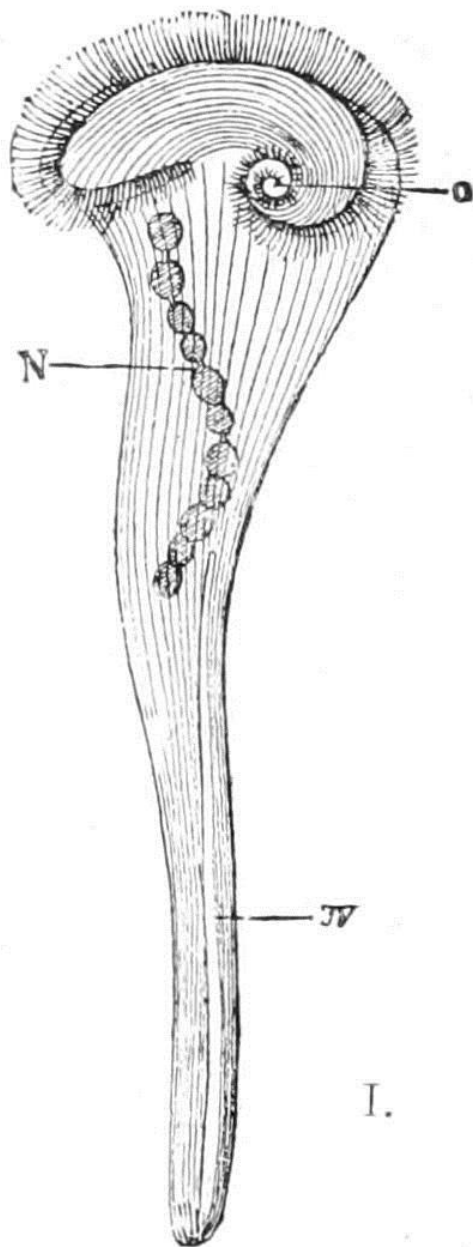


B

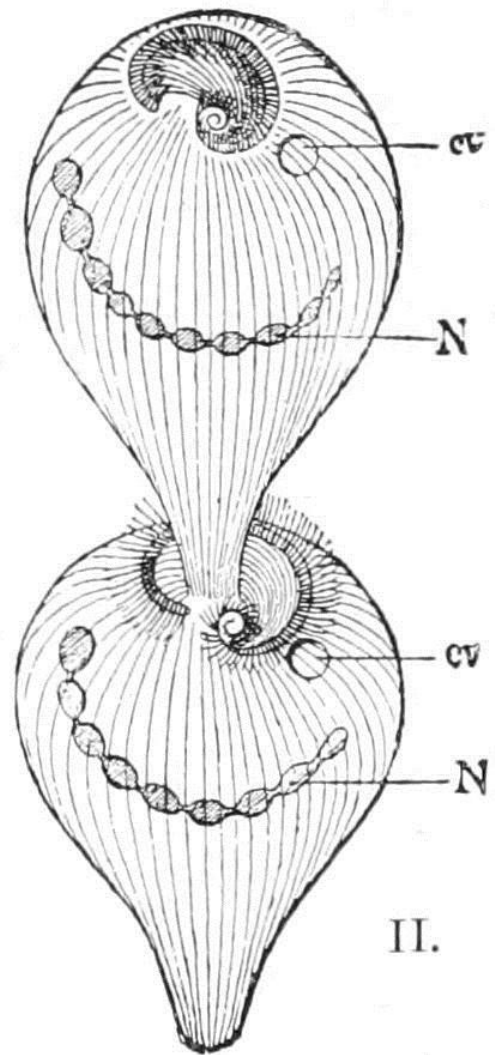
[back](#)



[back](#)

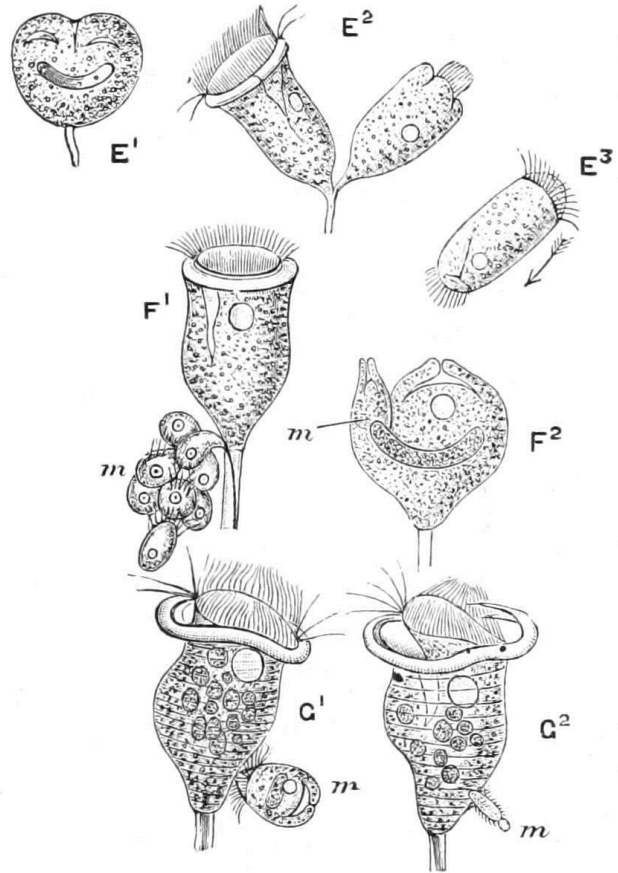
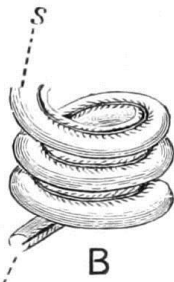
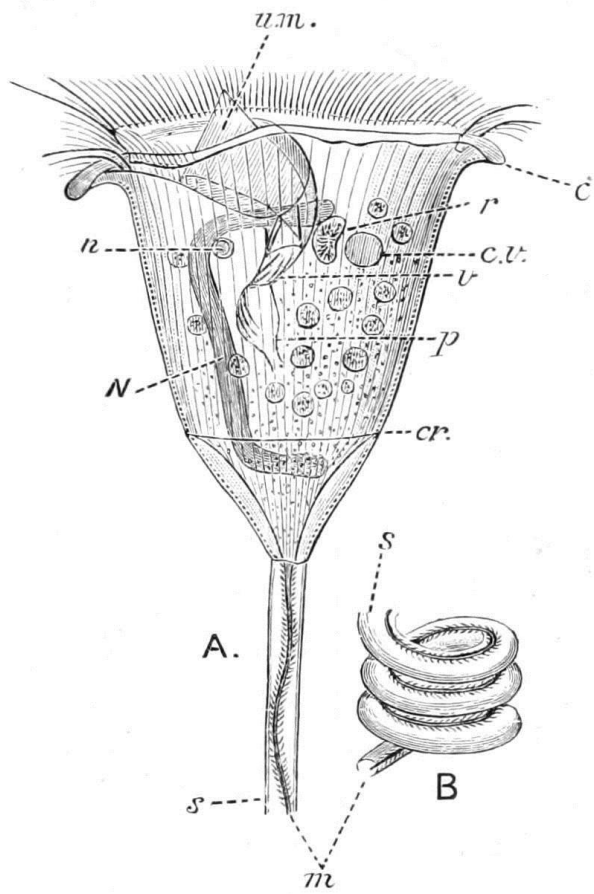


I.

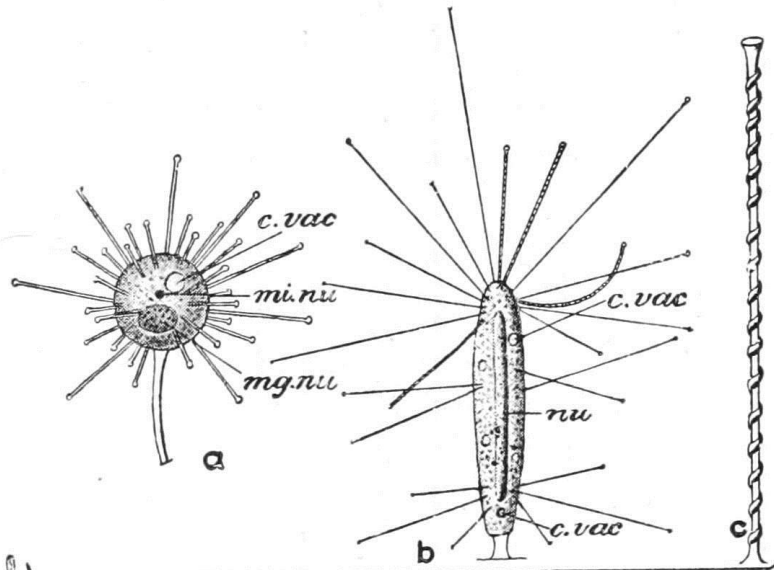


II.

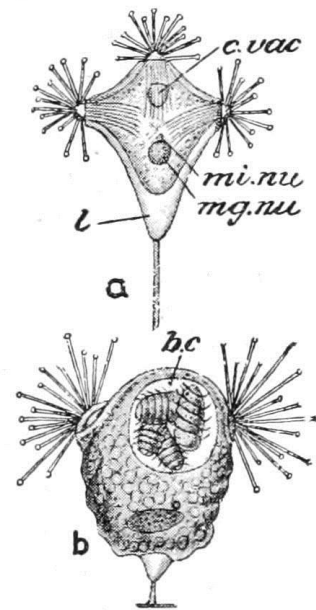
[back](#)



[back](#)



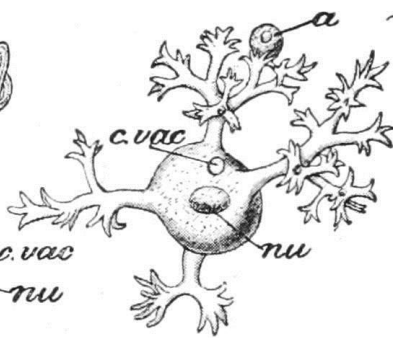
1. Podophrya



2. Acinetia



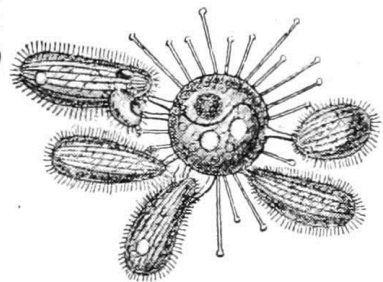
3. Rhyncheta



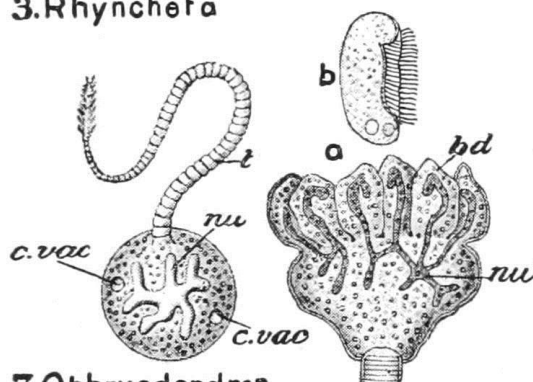
4. Dendrocometes



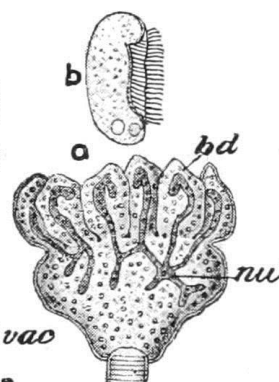
5. Ephelota



6. Sphaerophrya



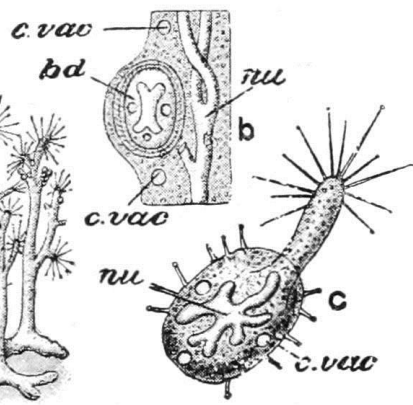
7. Ophryodendron



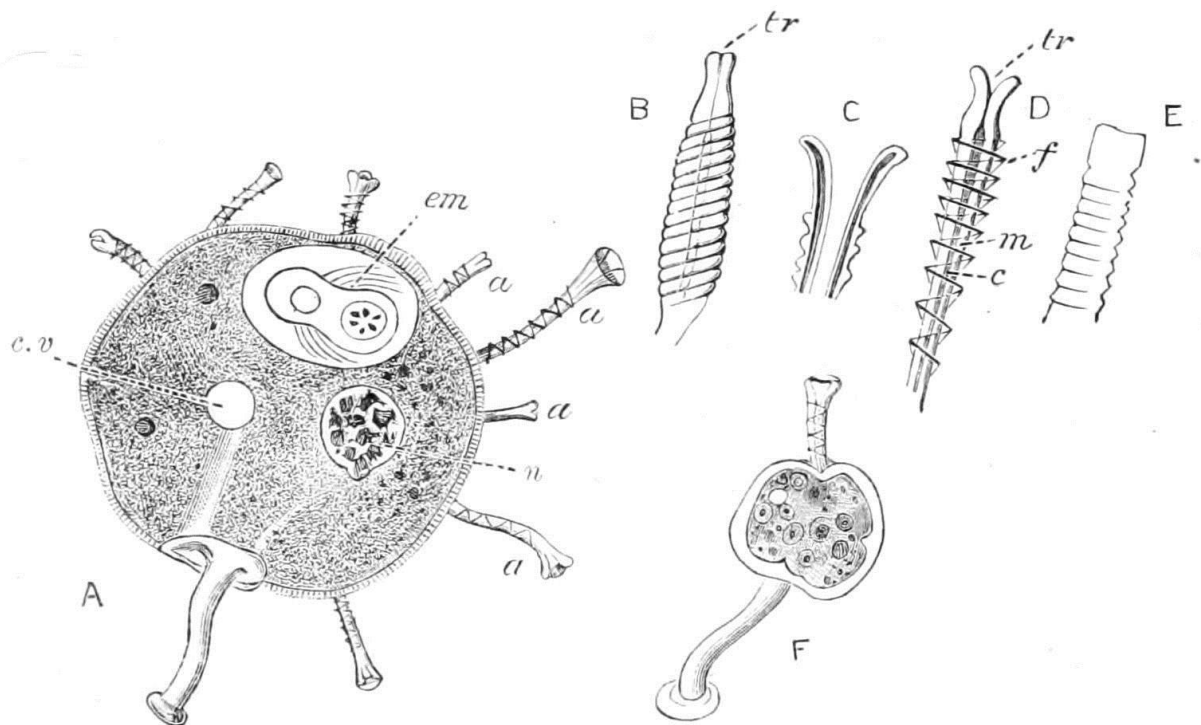
8. Ephelota



9. Dendrosoma

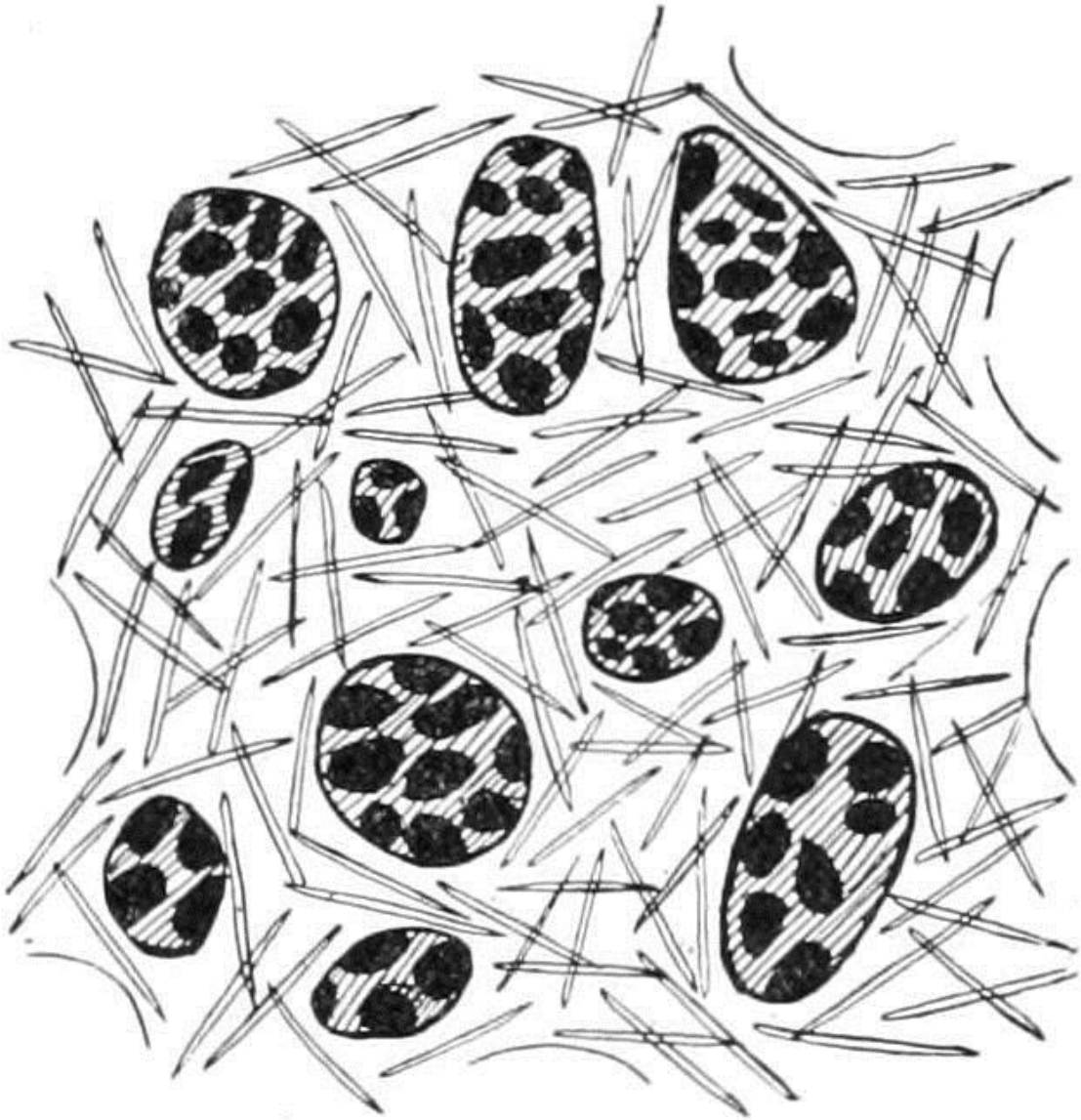


[back](#)



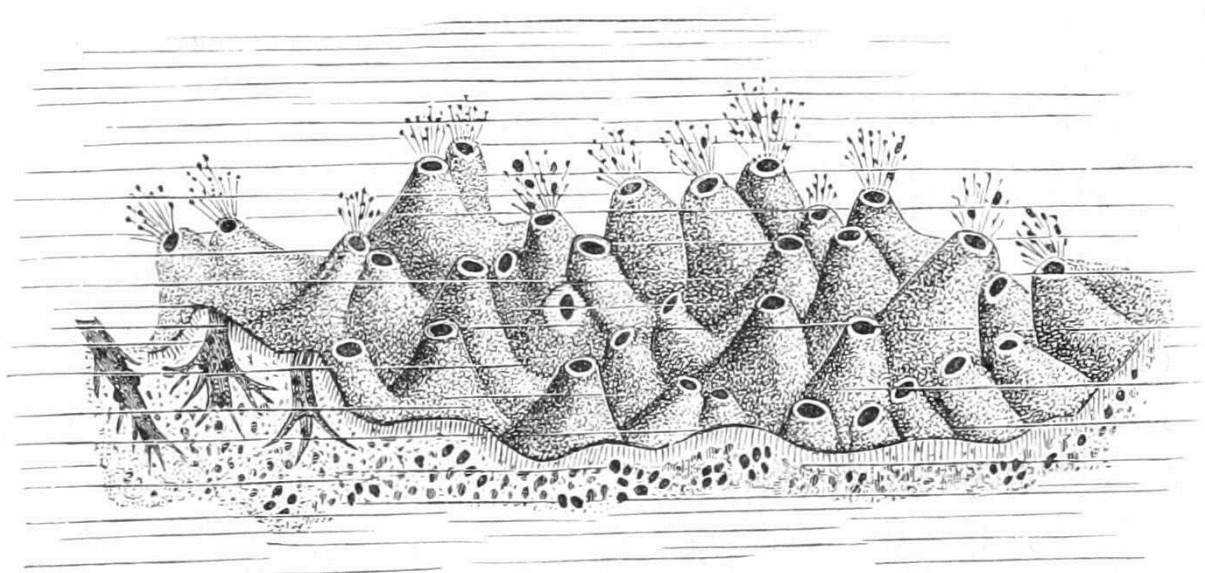
[back](#)

A

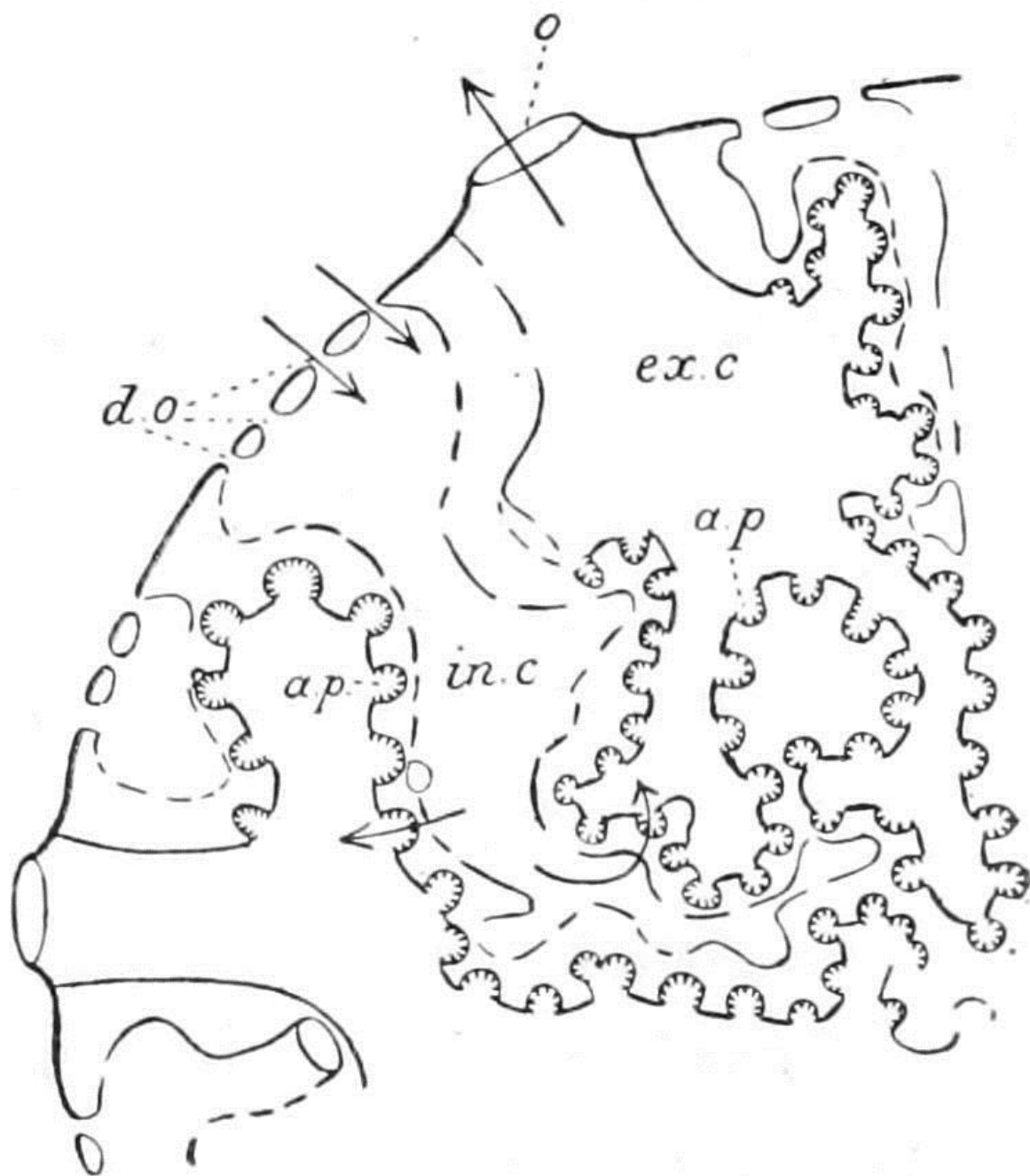


B

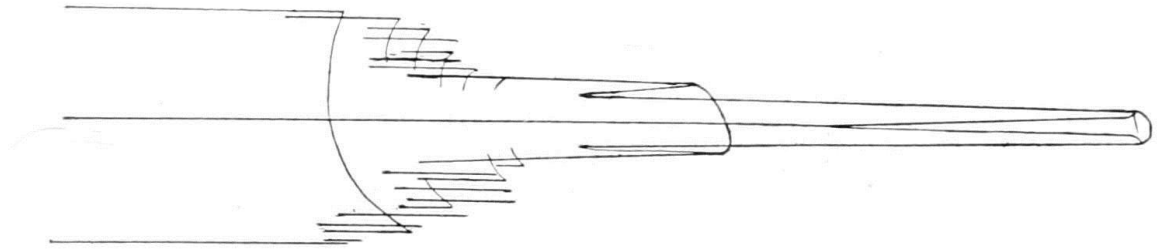
[back](#)



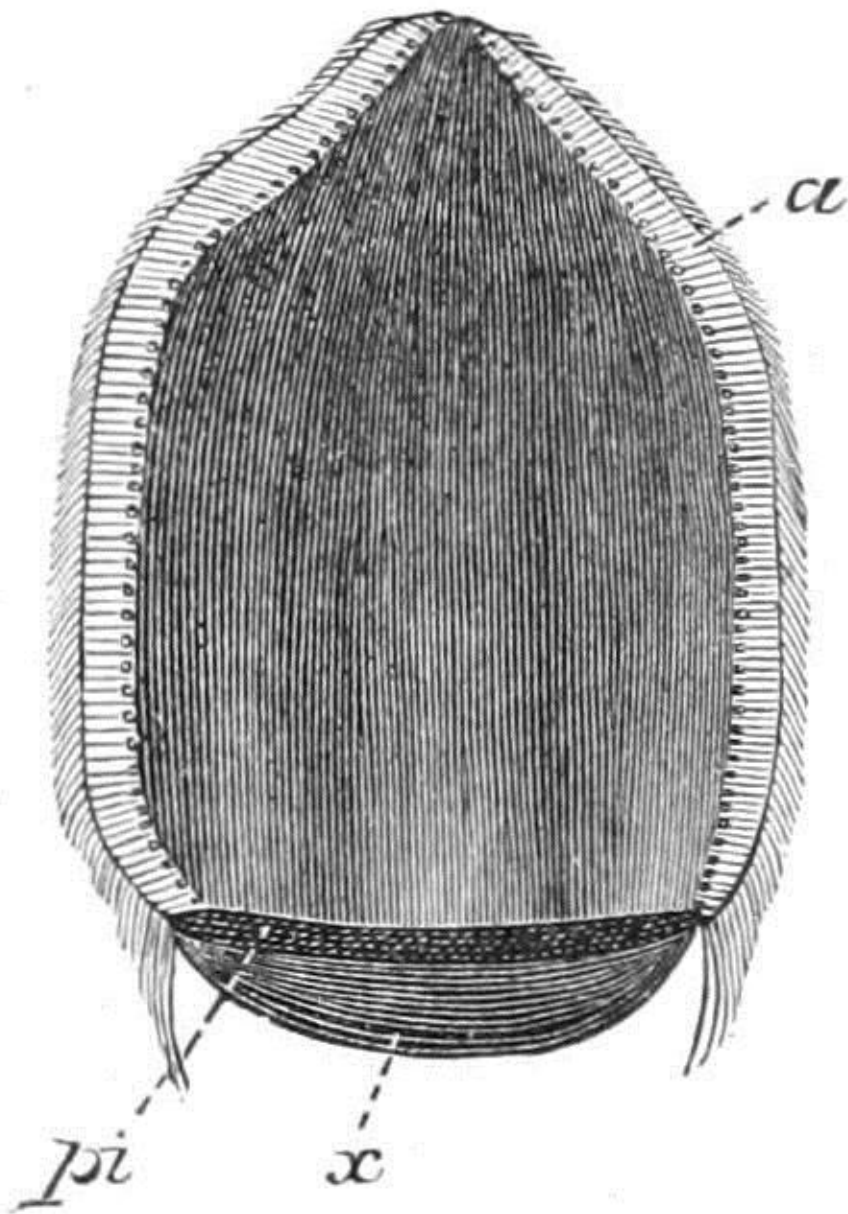
[back](#)



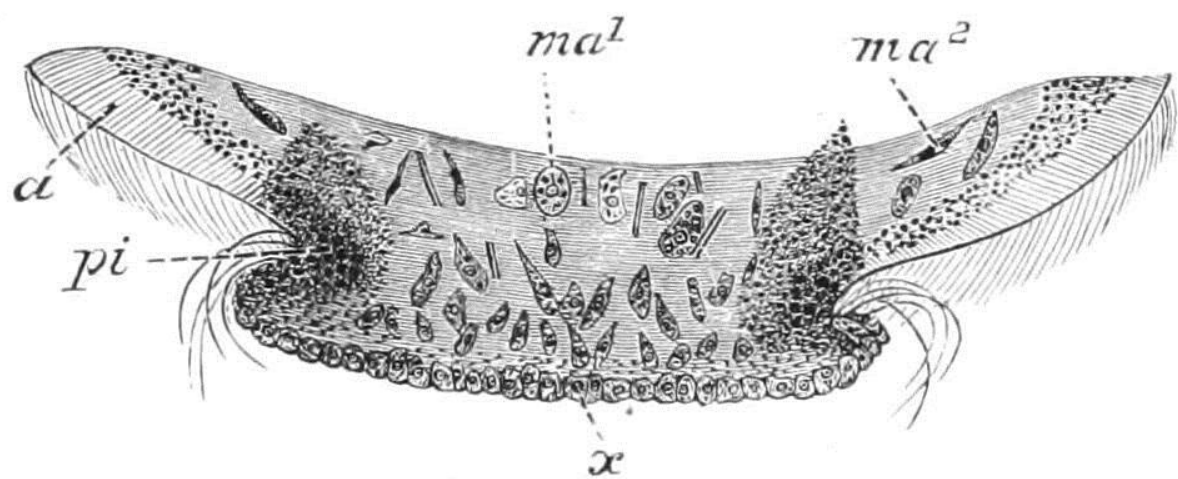
[back](#)



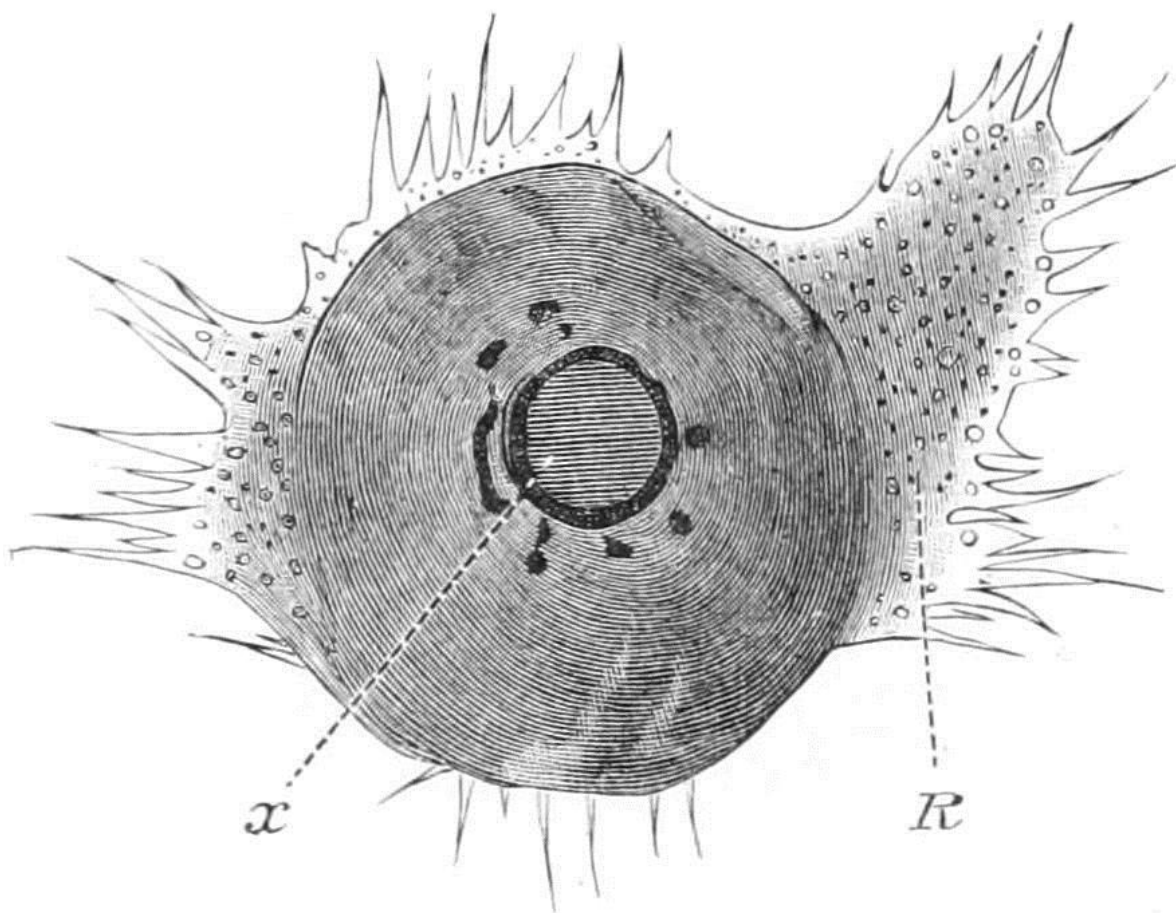
[back](#)



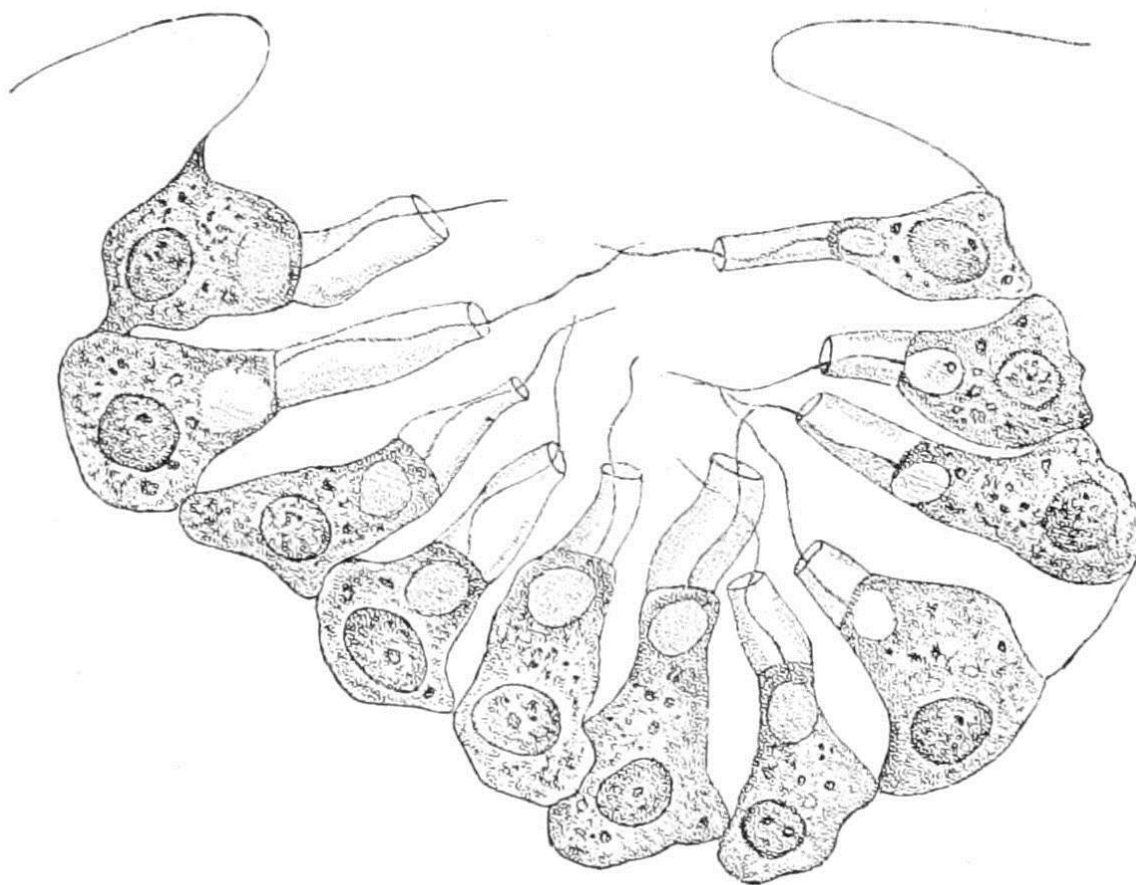
[back](#)



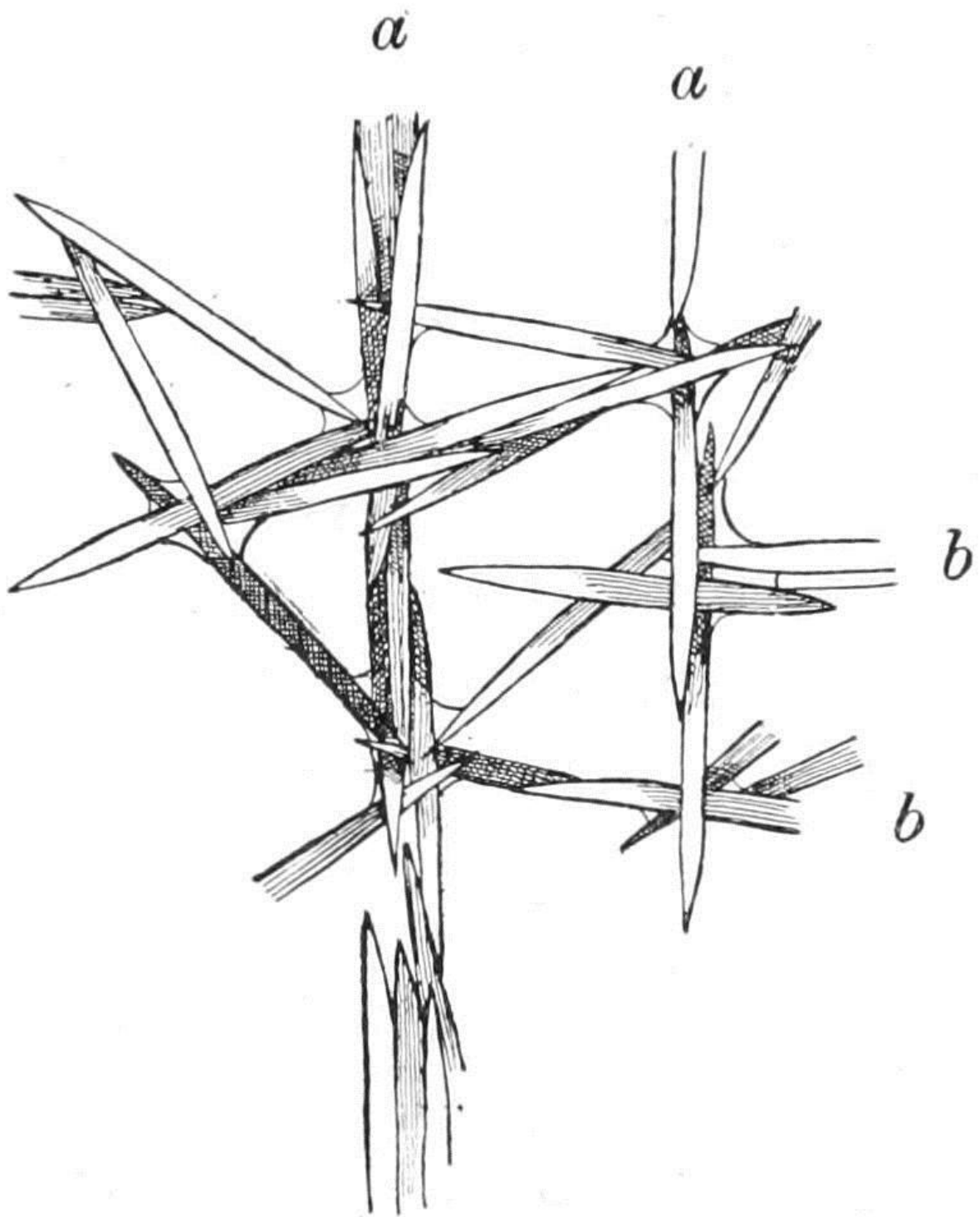
[back](#)



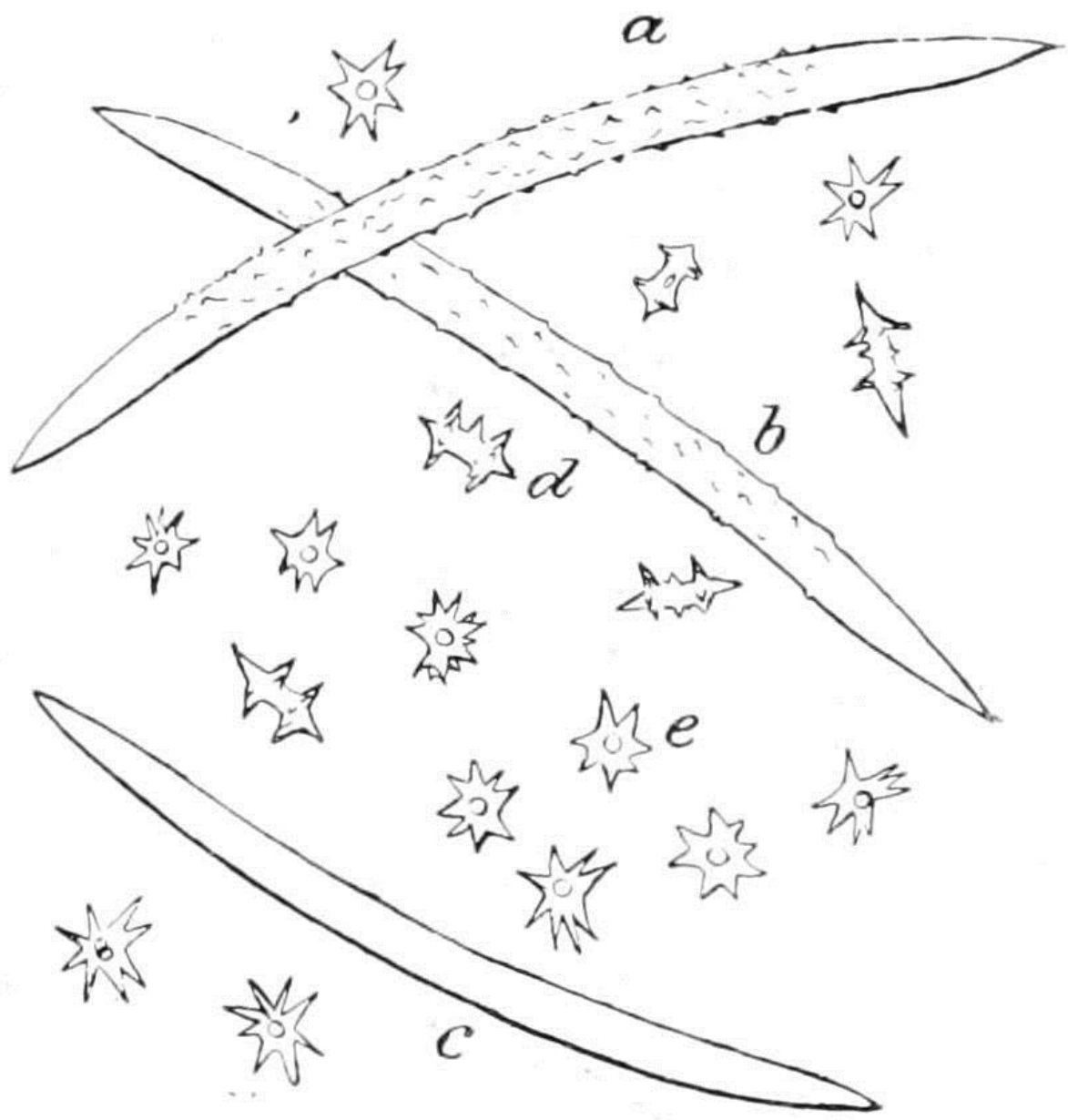
[back](#)



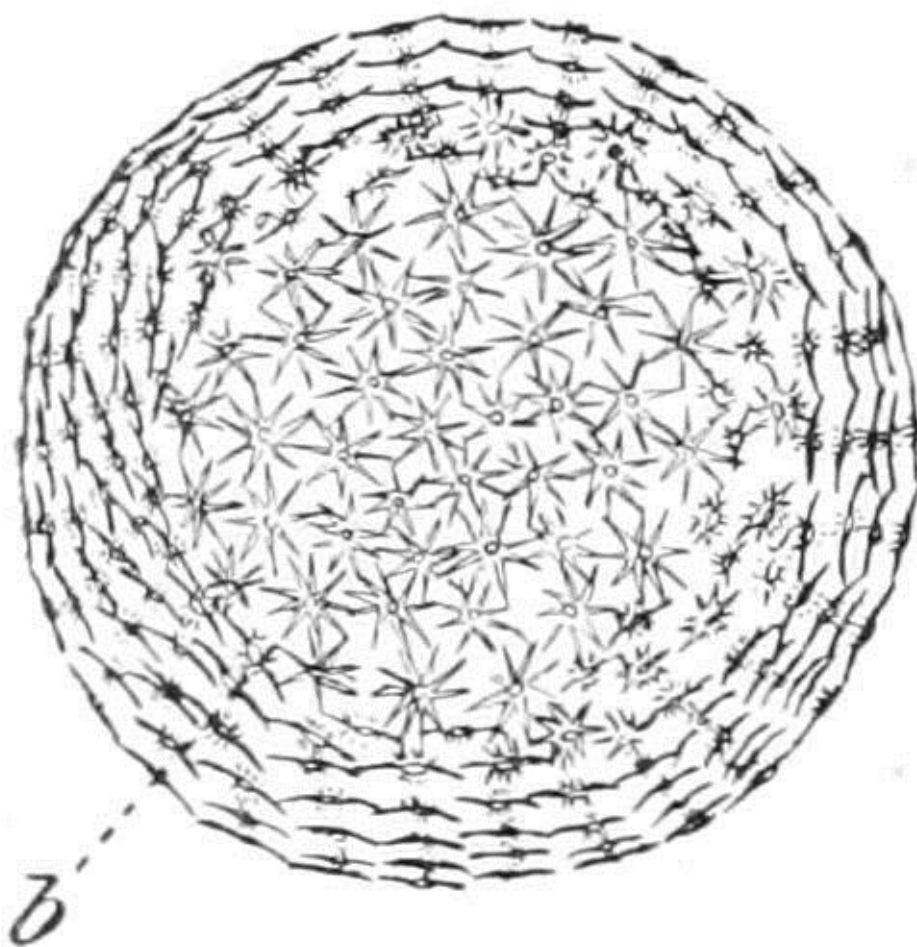
[back](#)



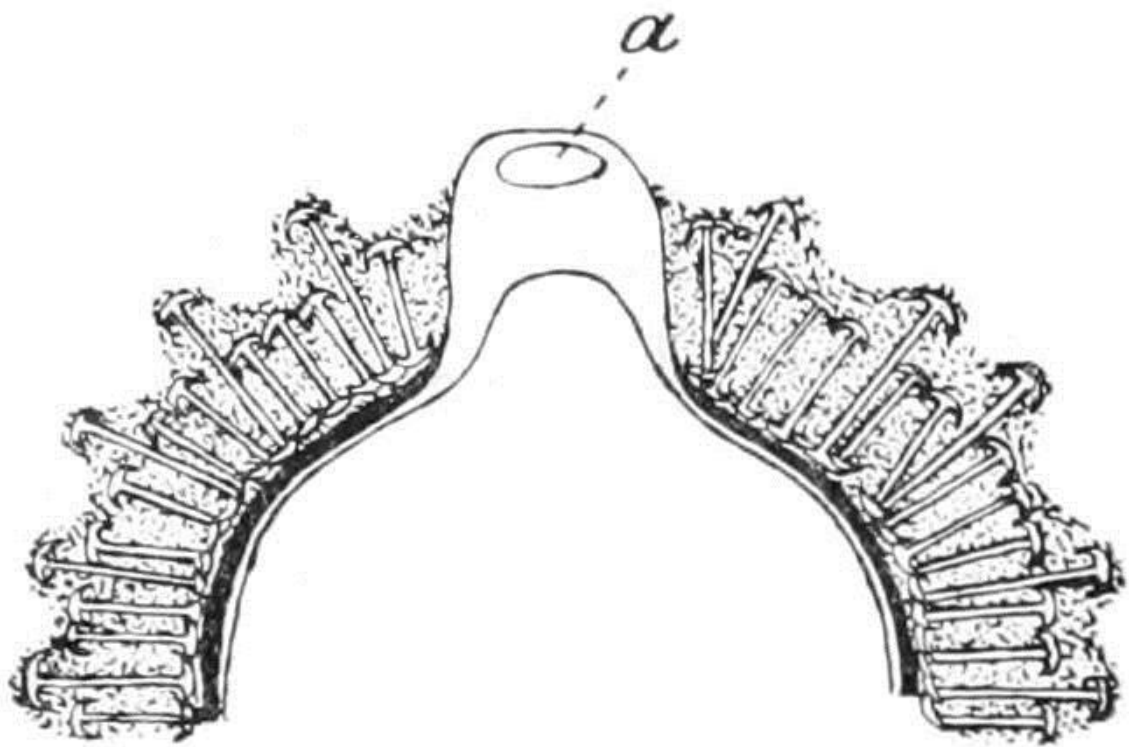
[back](#)



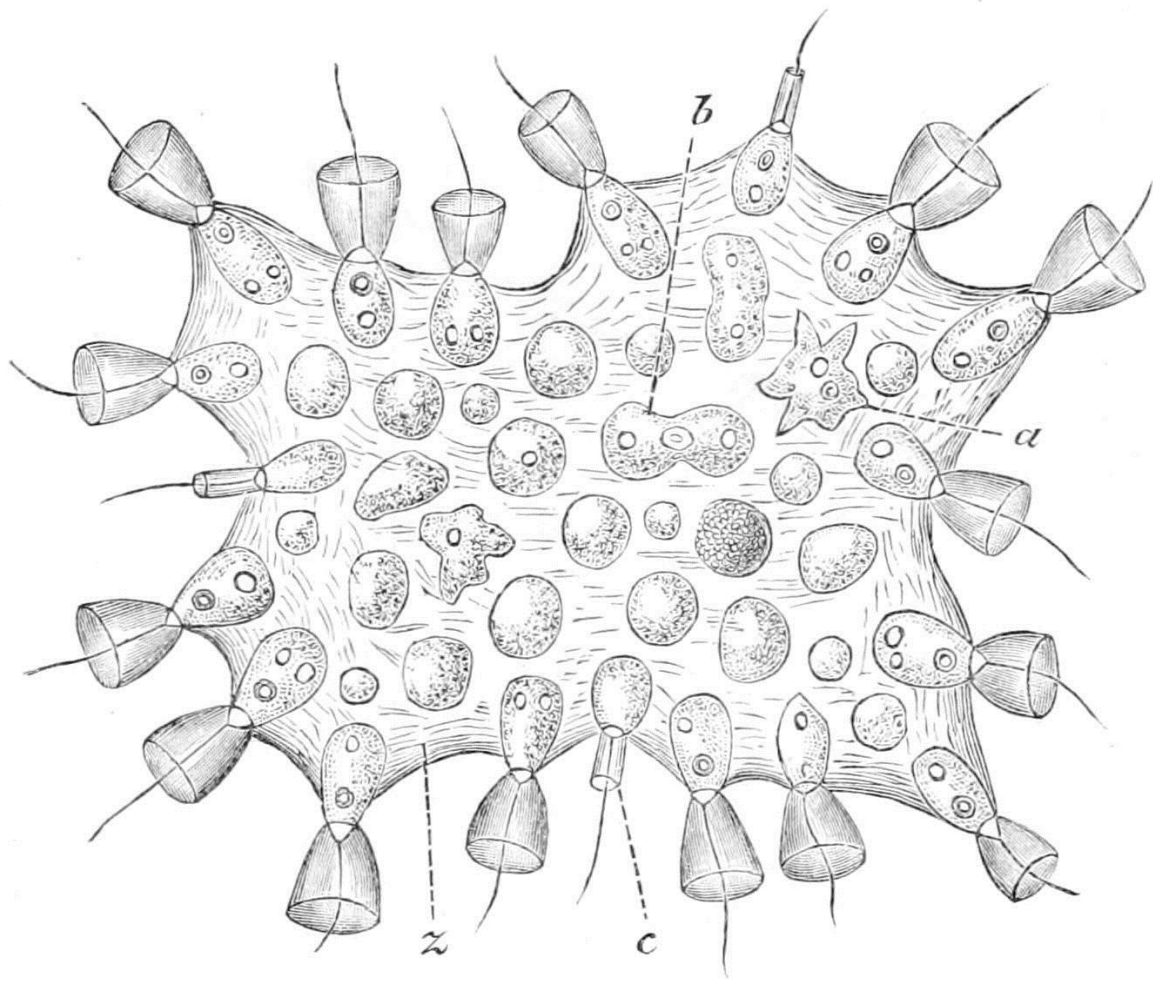
[back](#)



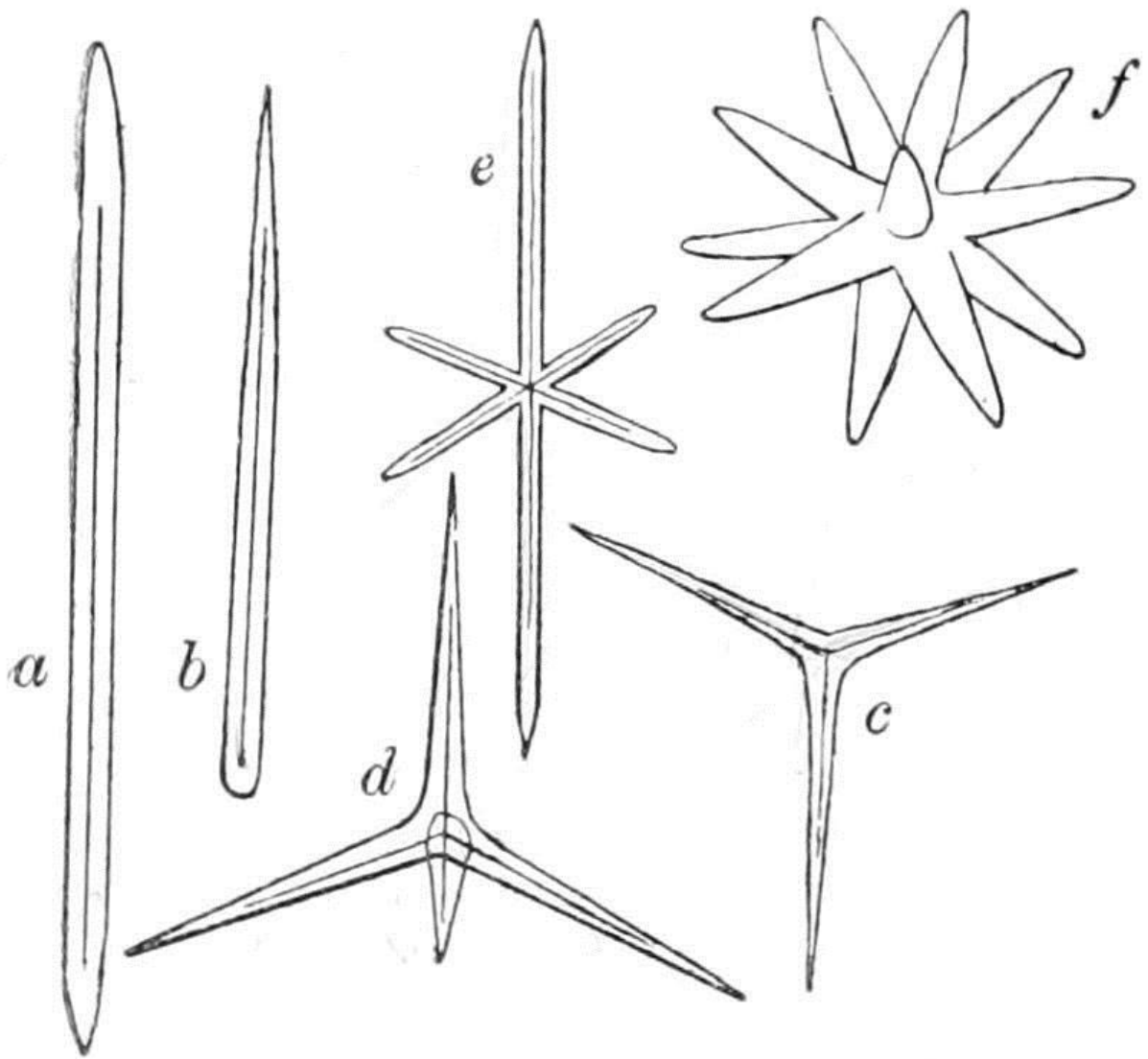
[back](#)



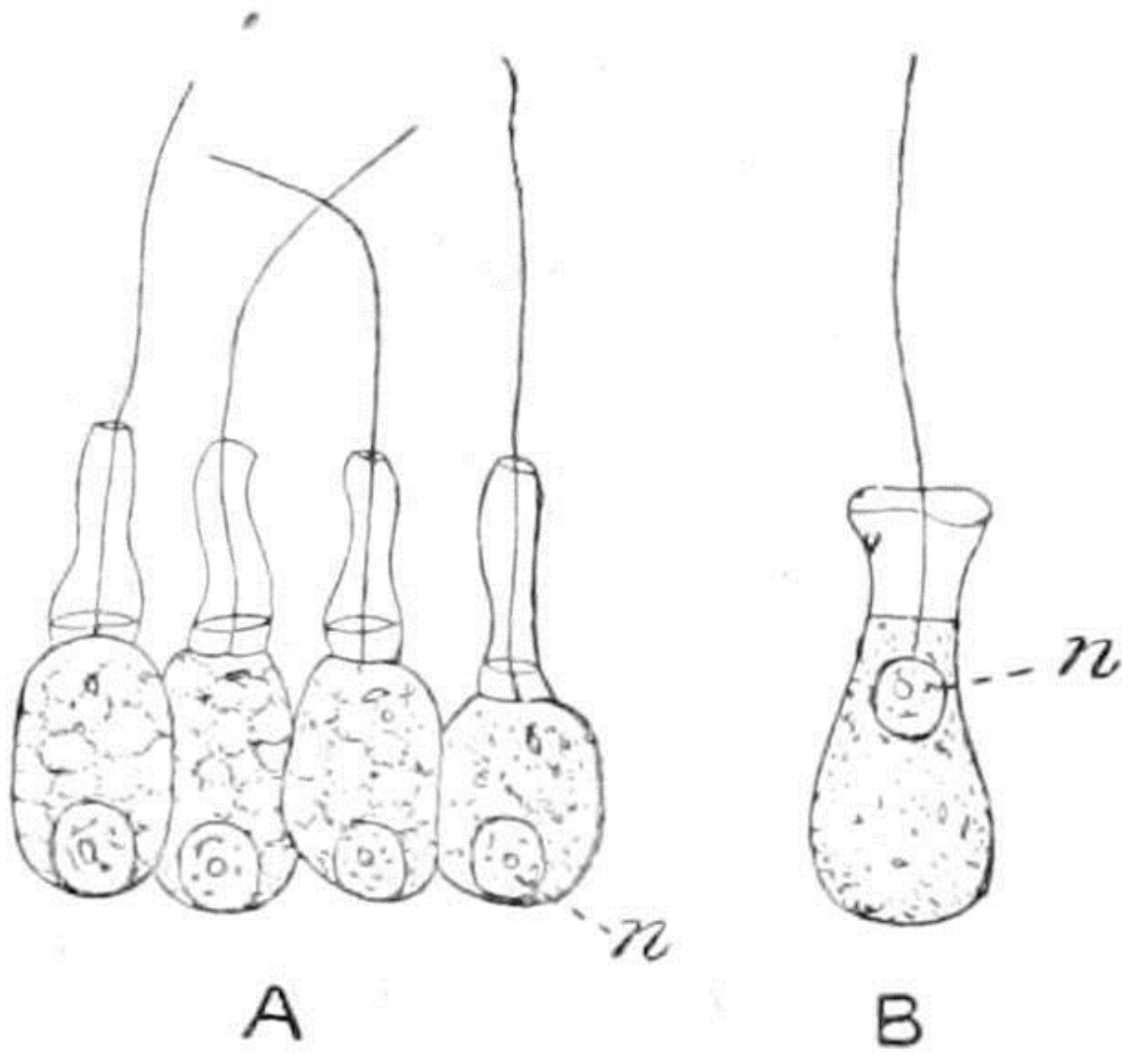
[back](#)



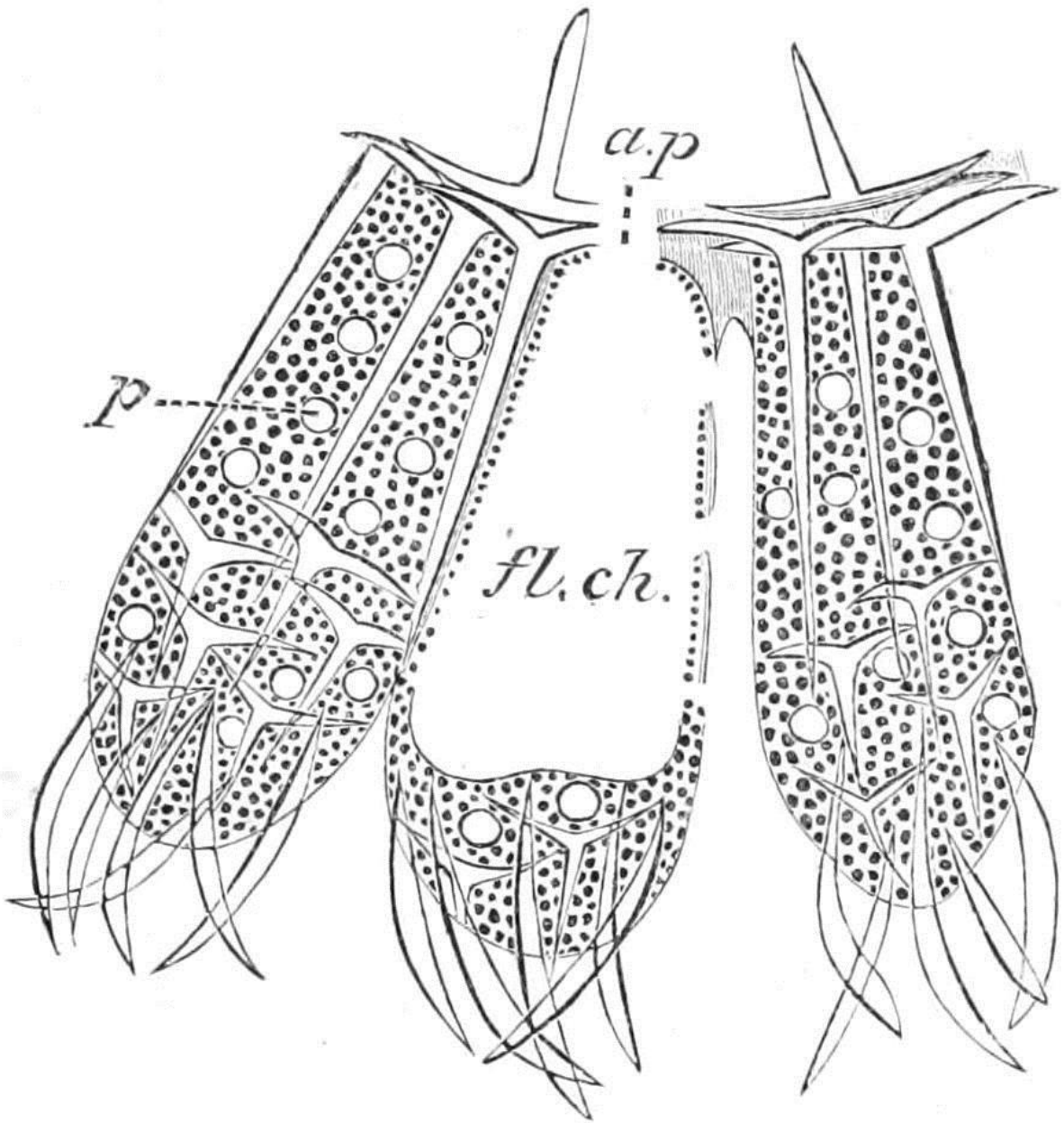
[back](#)



[back](#)



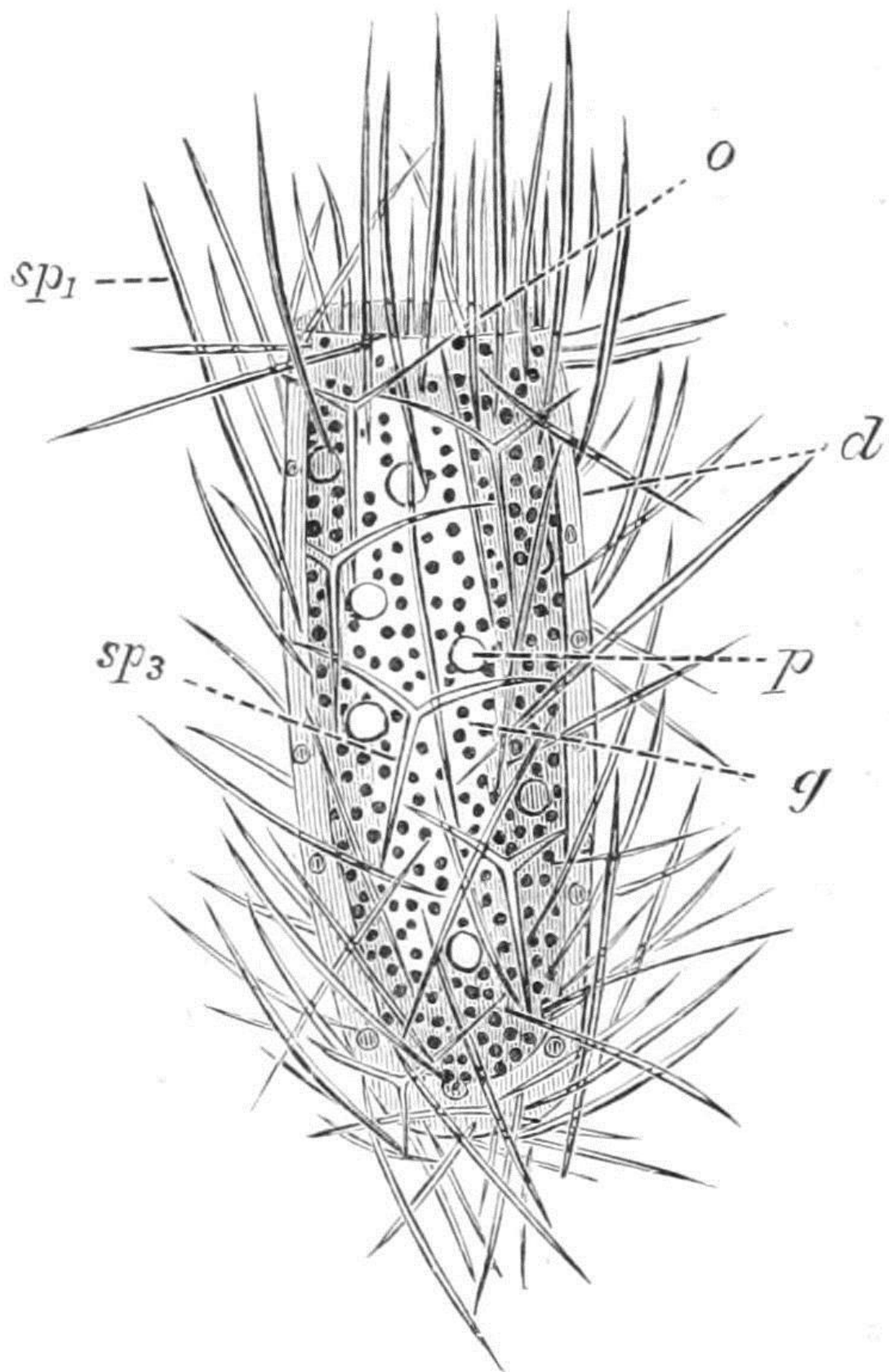
[back](#)



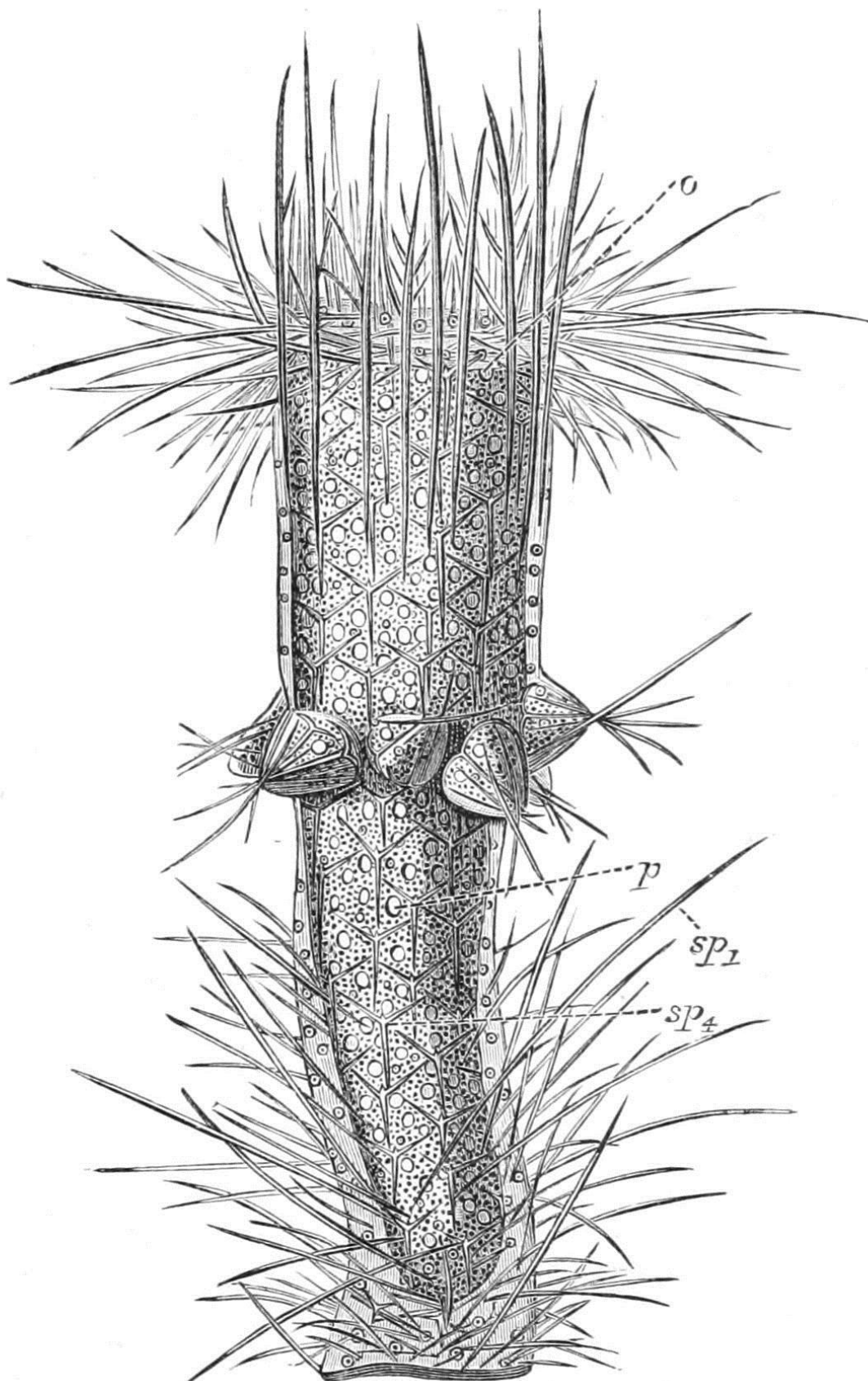
[back](#)



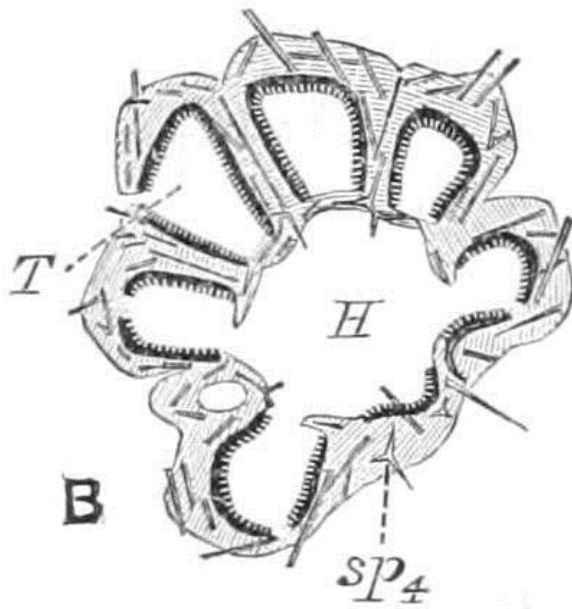
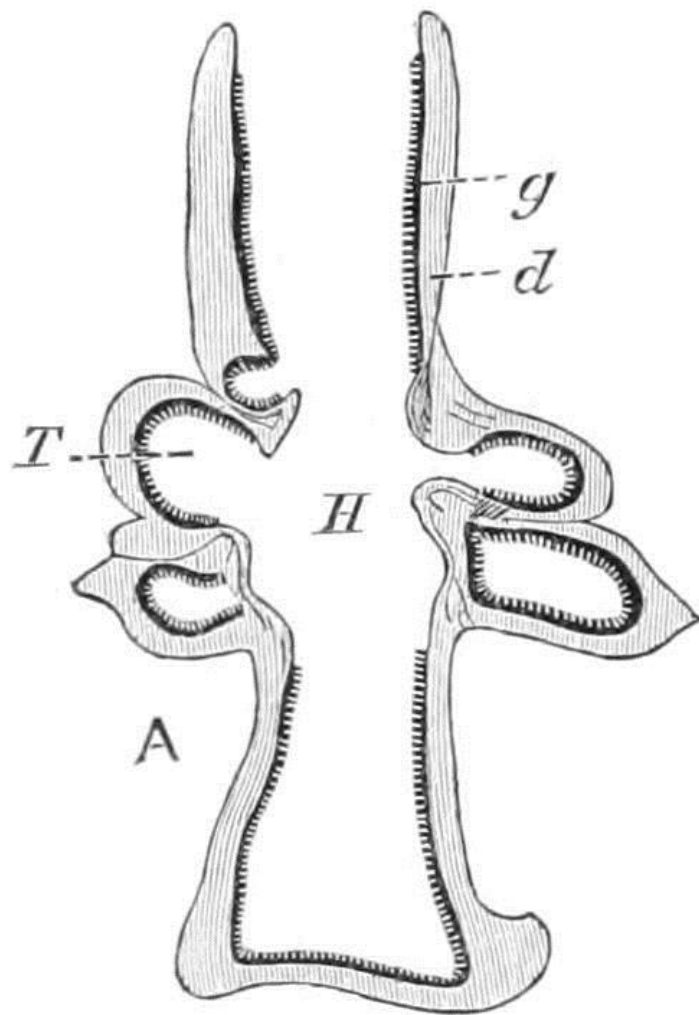
[back](#)



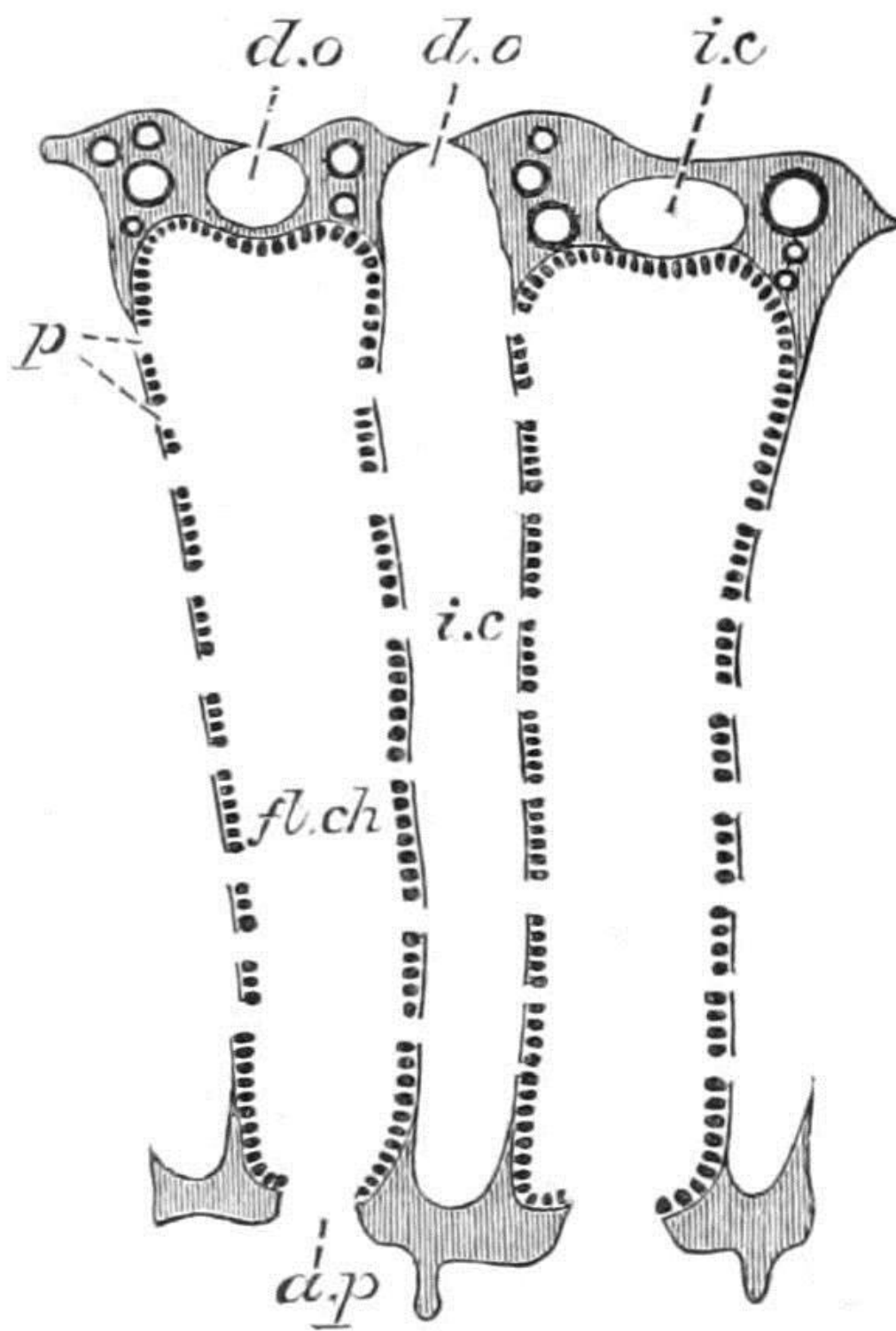
[back](#)



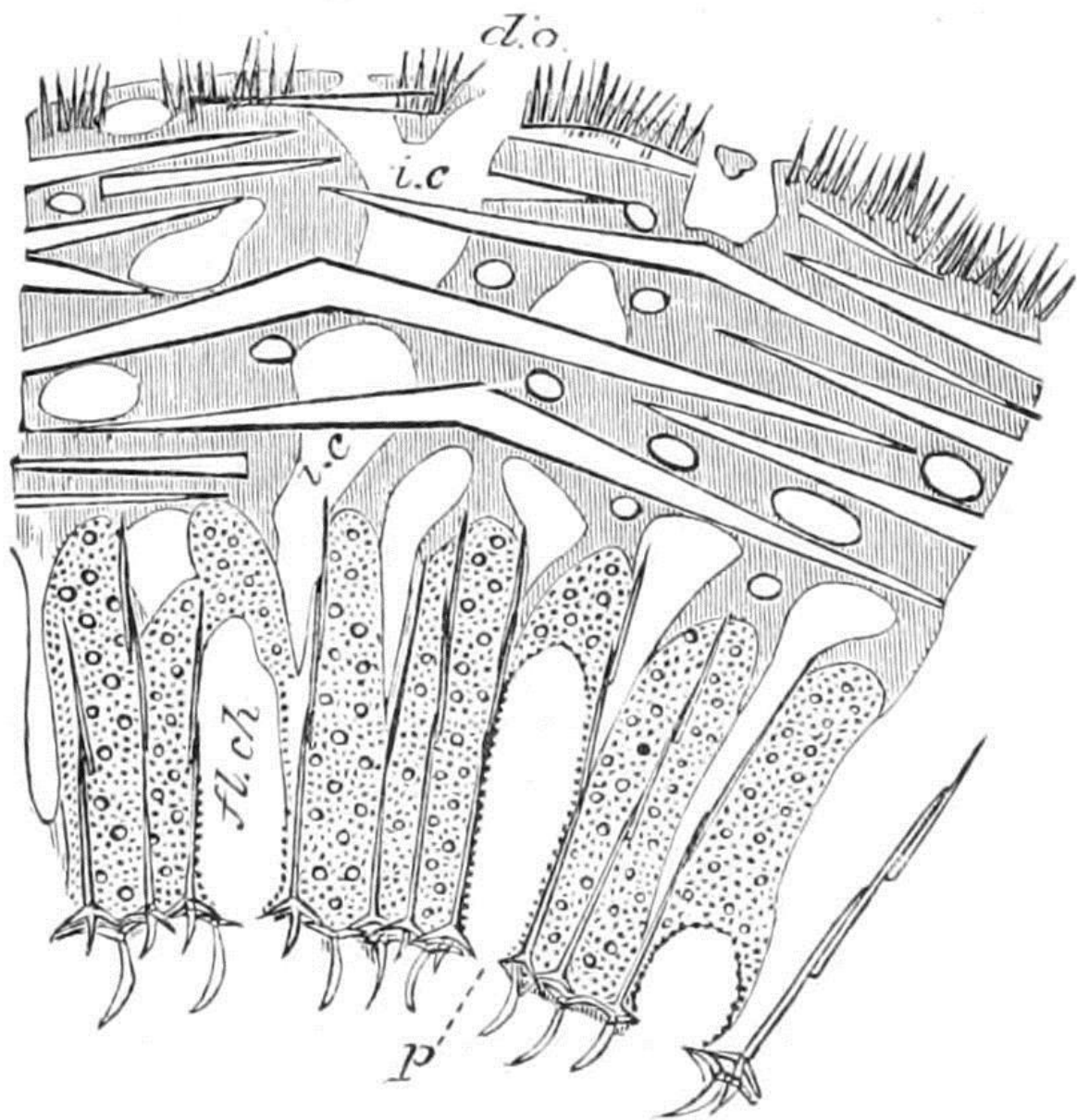
[back](#)



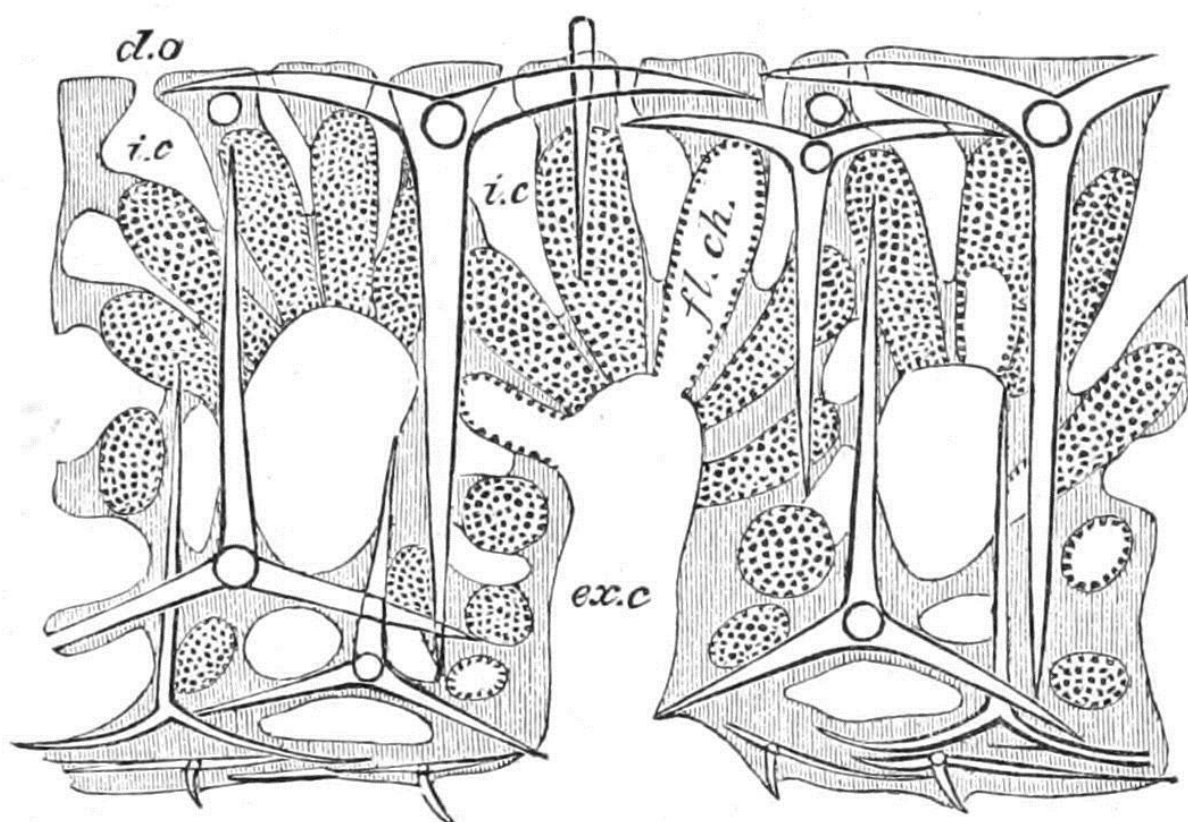
[back](#)



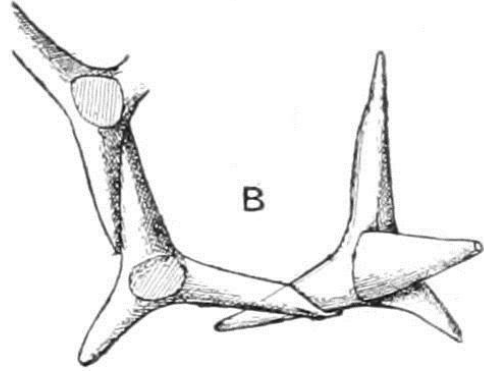
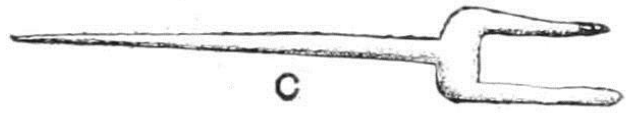
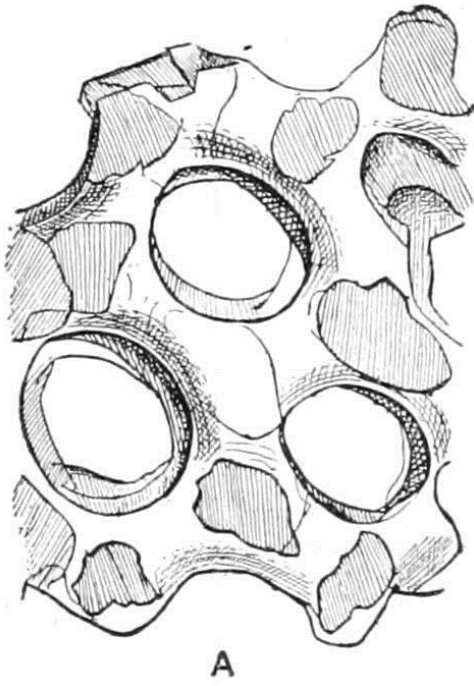
[back](#)



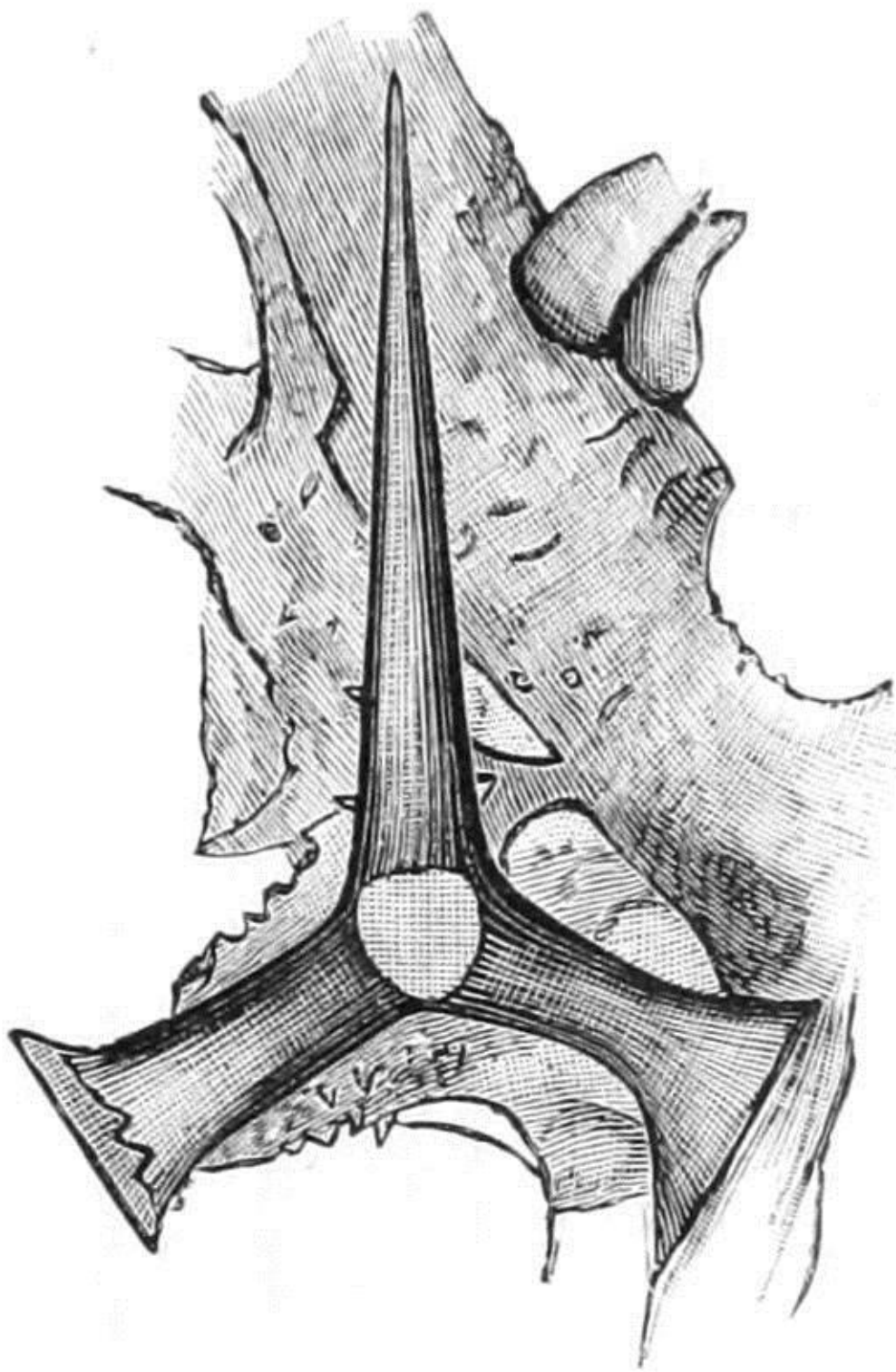
[back](#)



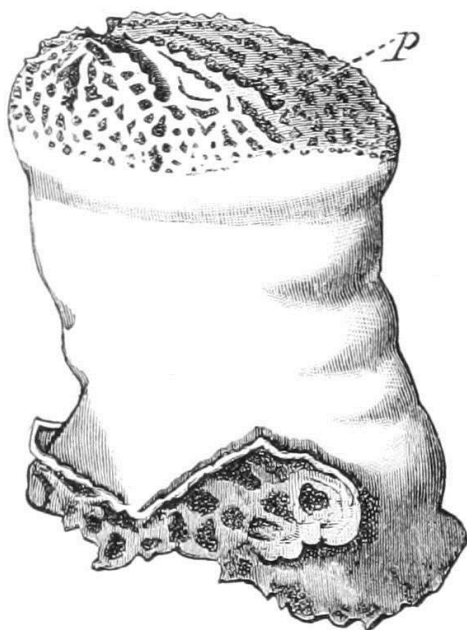
[back](#)



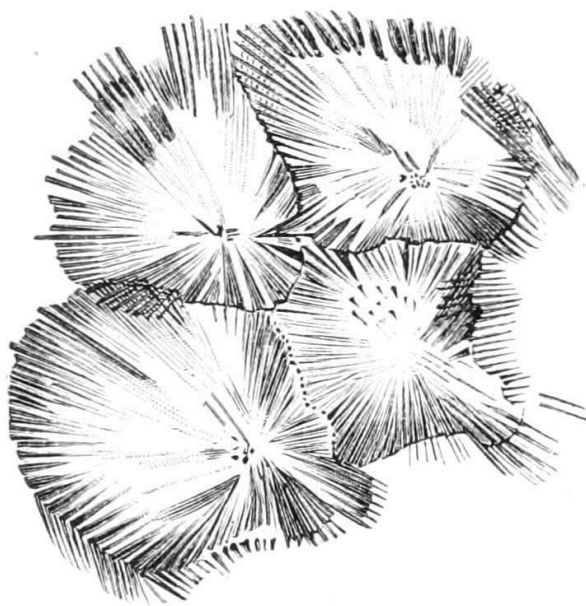
[back](#)



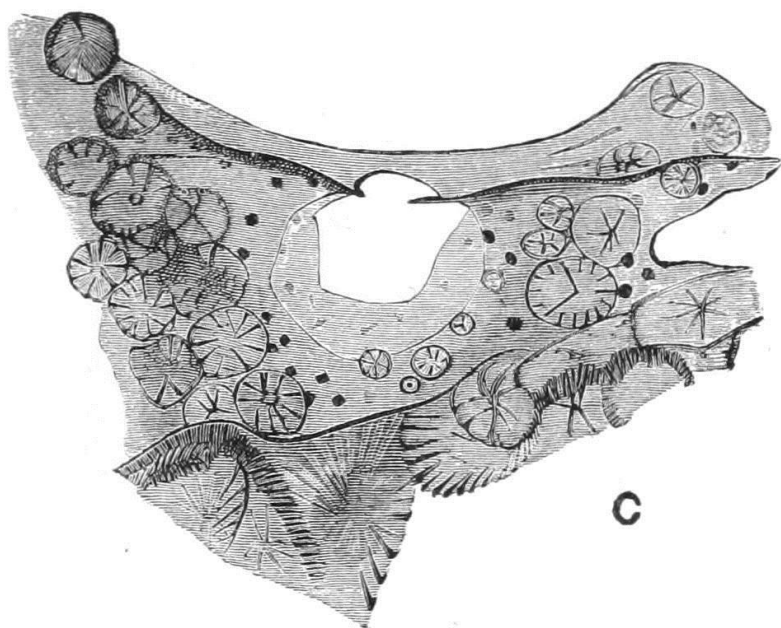
[back](#)



A

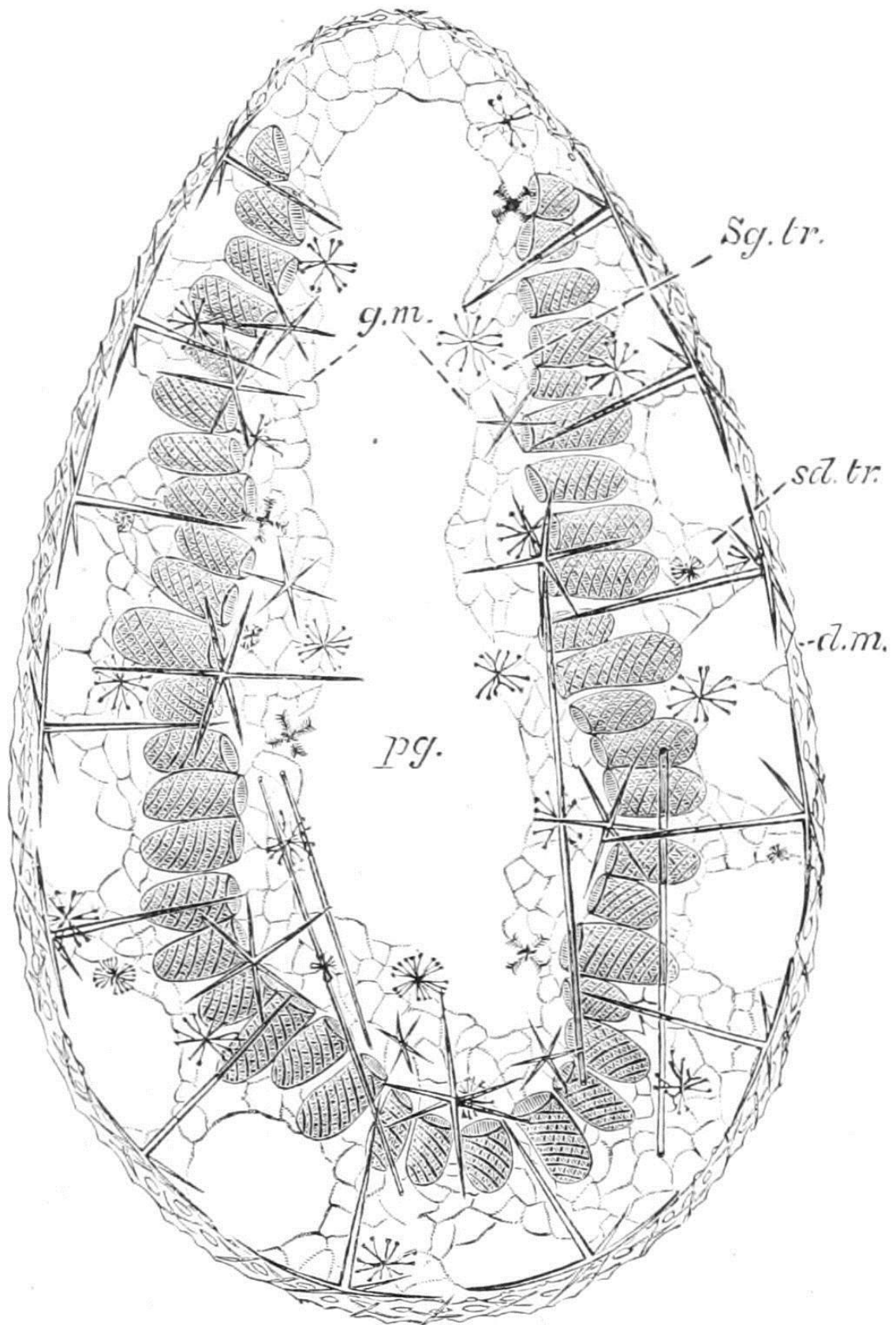


B

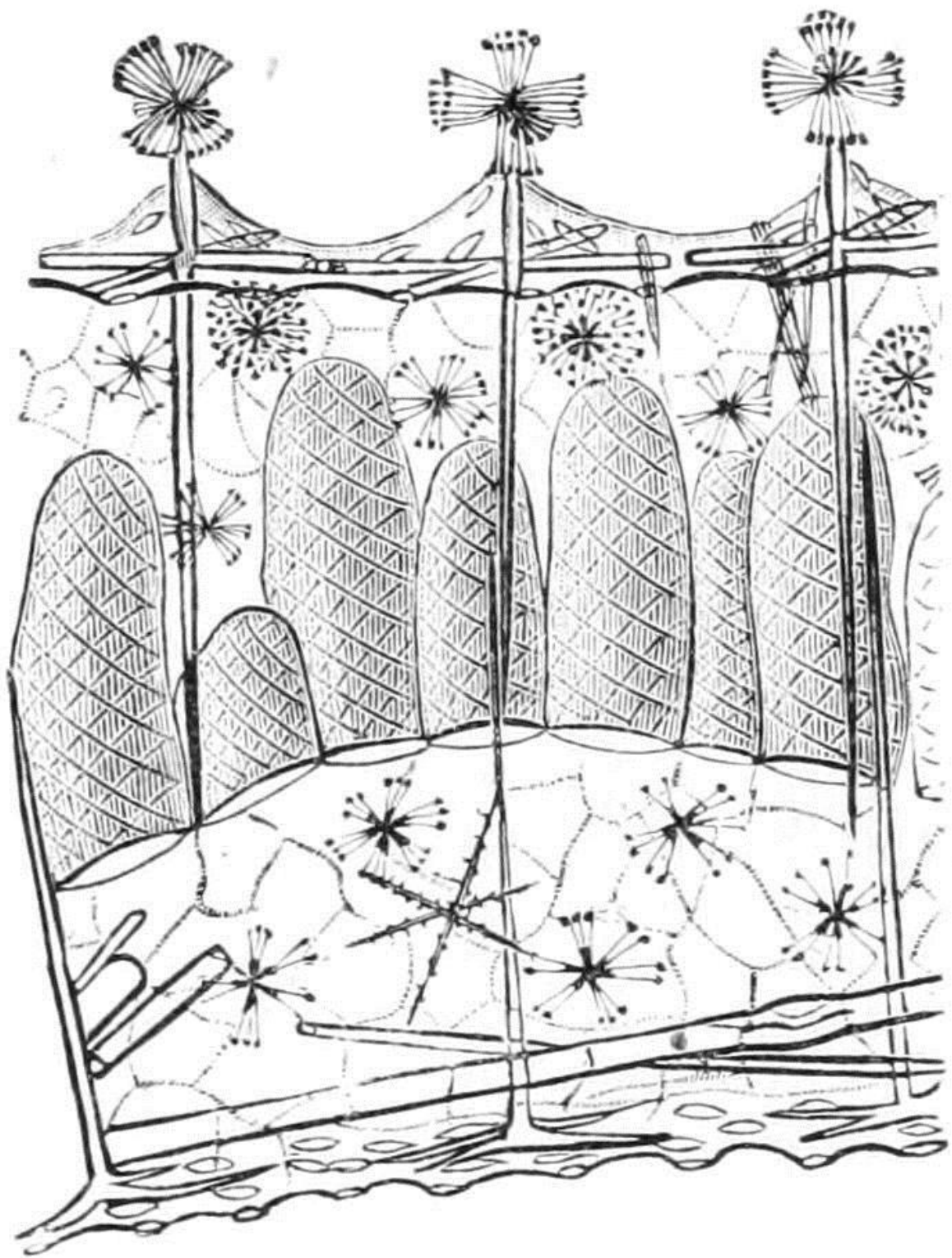


C

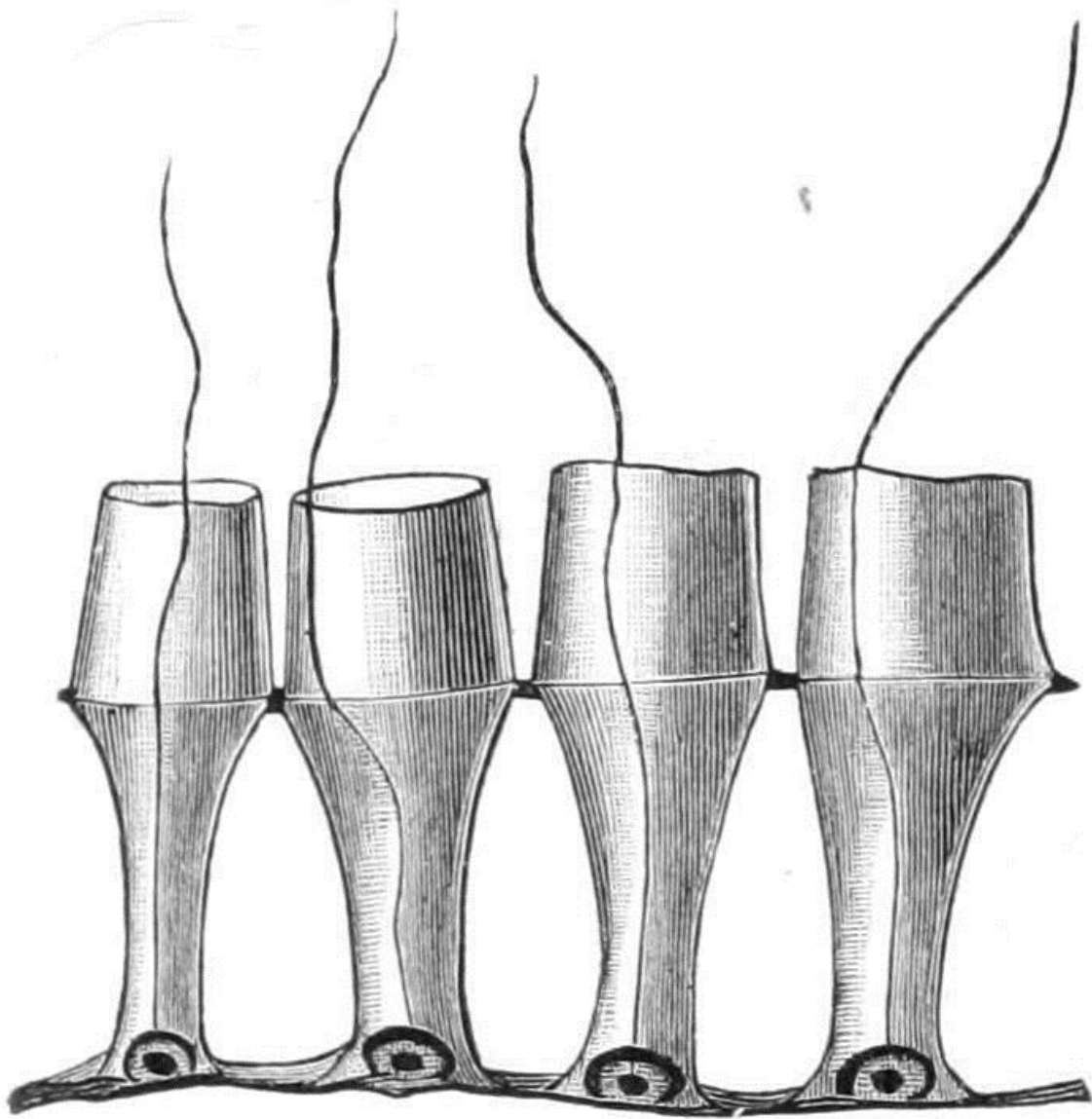
[back](#)



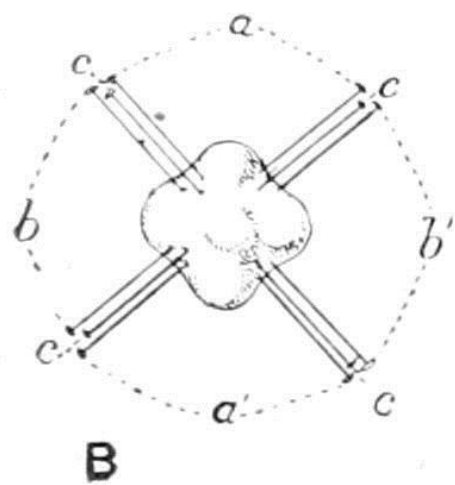
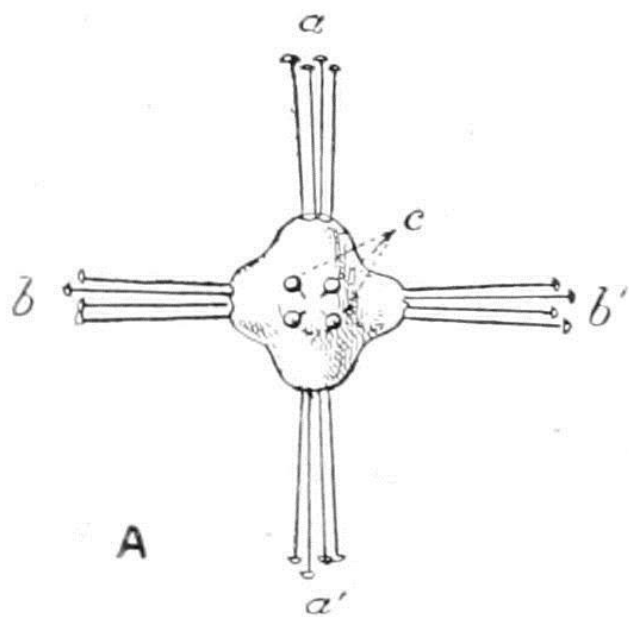
[back](#)



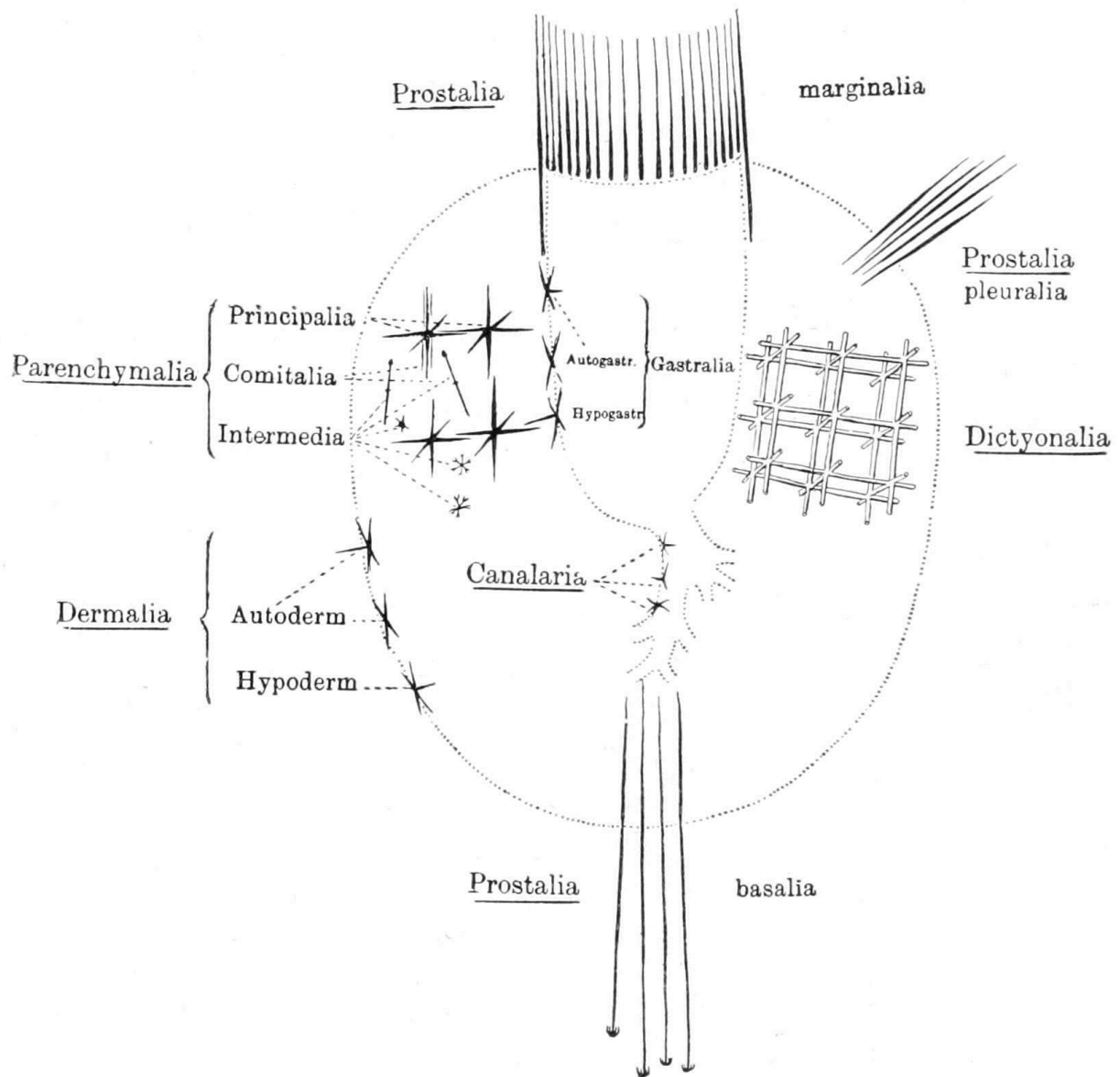
[back](#)



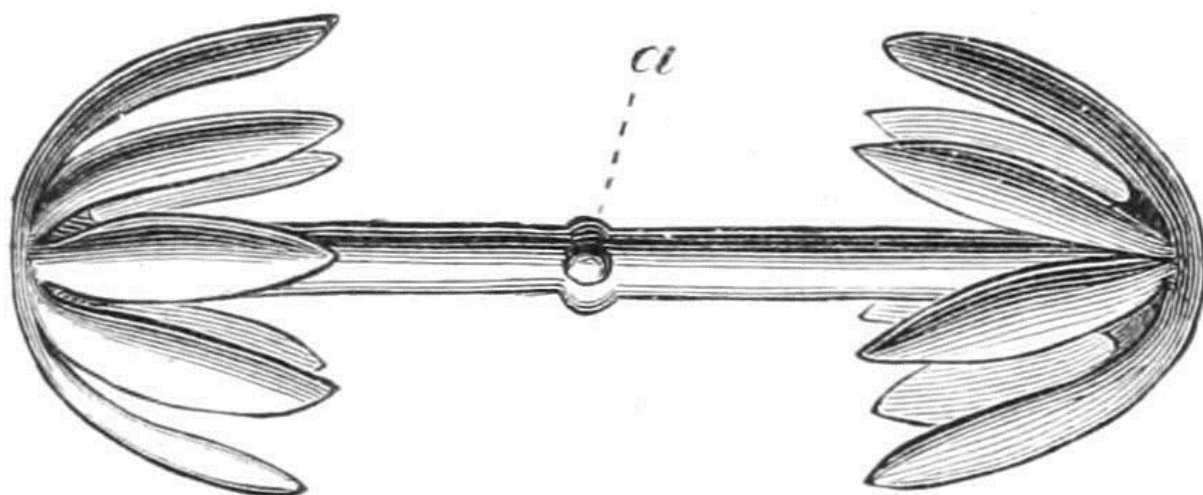
[back](#)



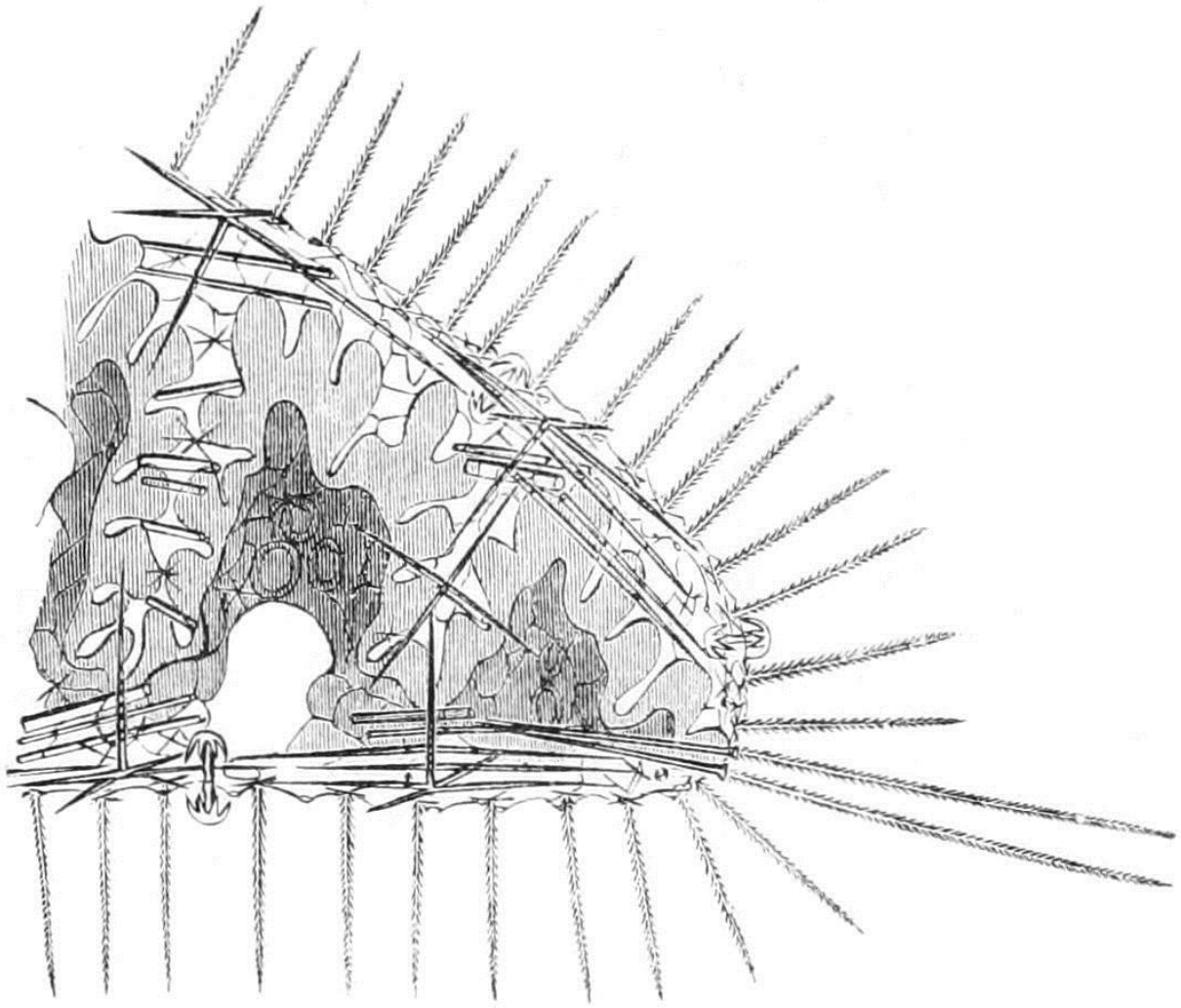
[back](#)



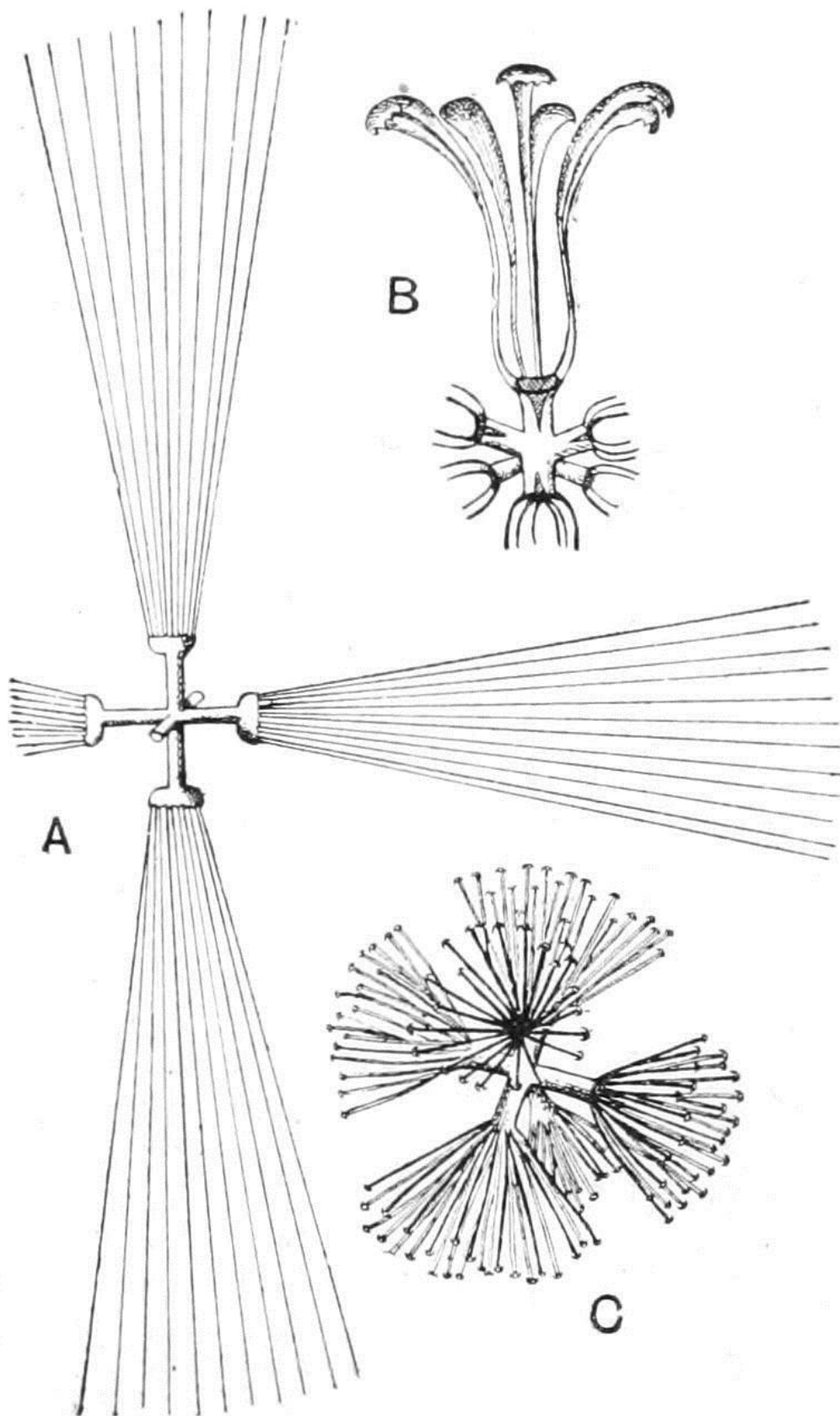
[back](#)



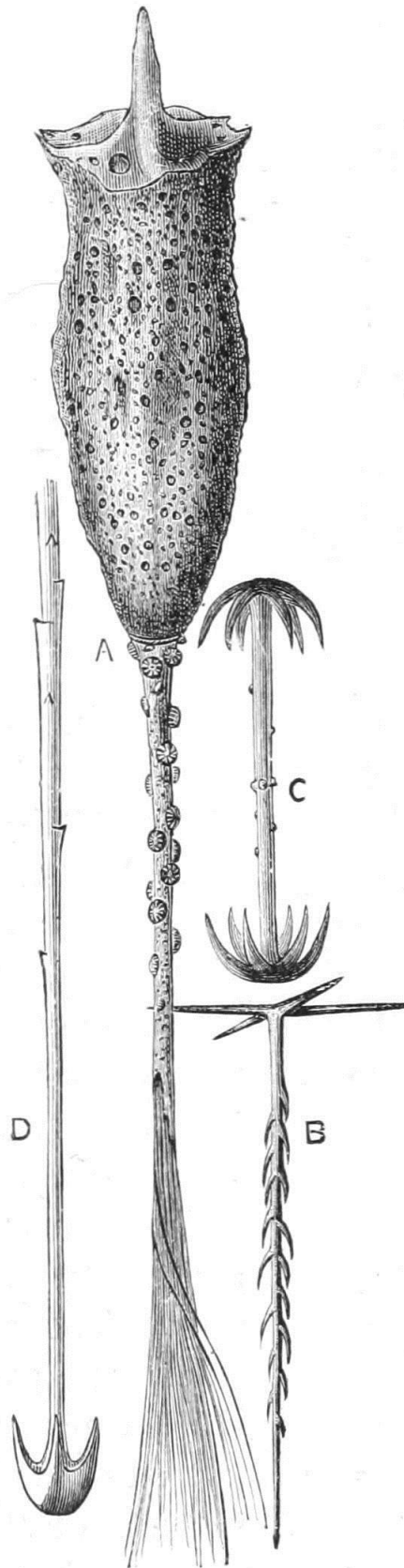
[back](#)



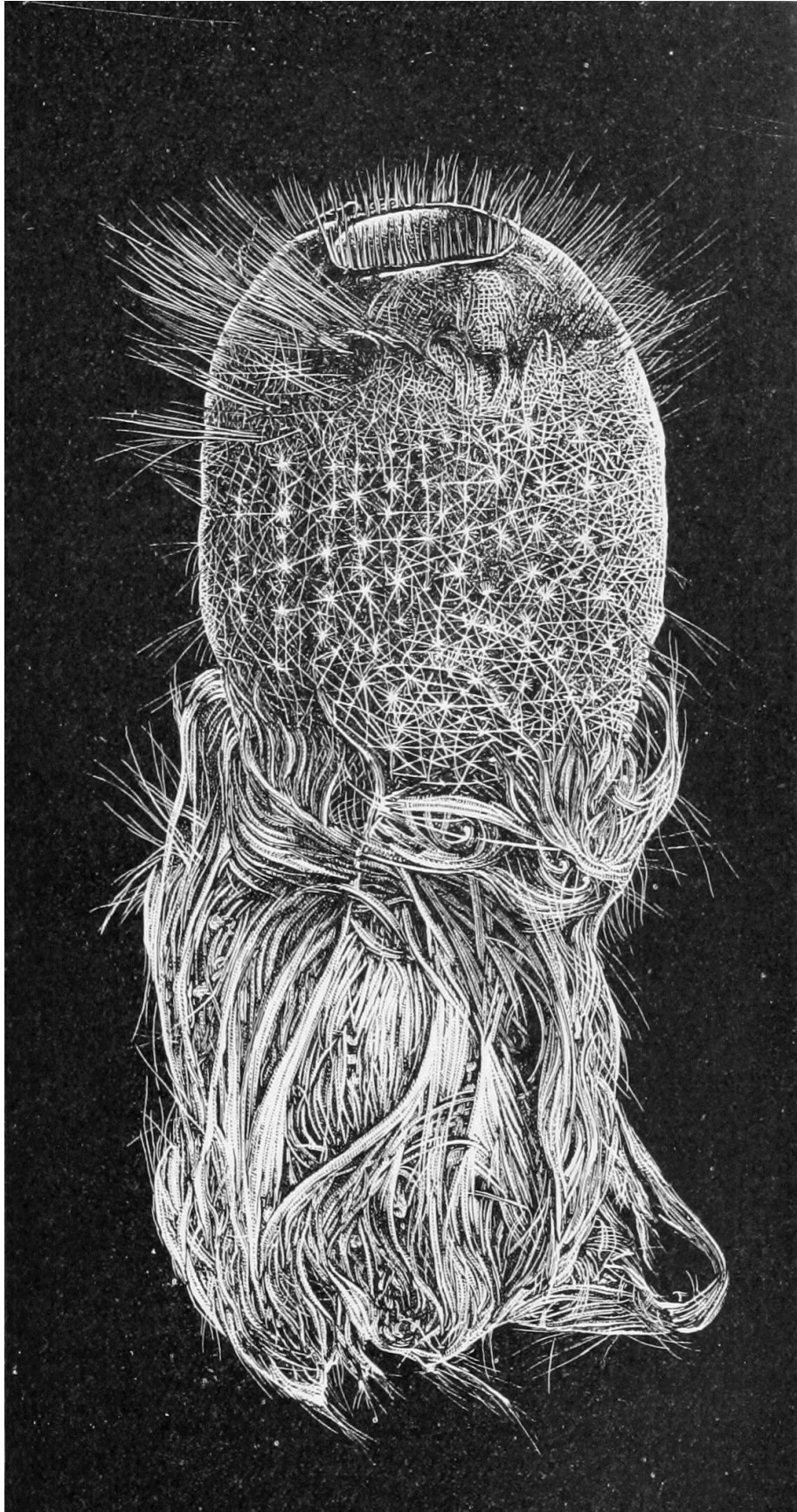
[back](#)



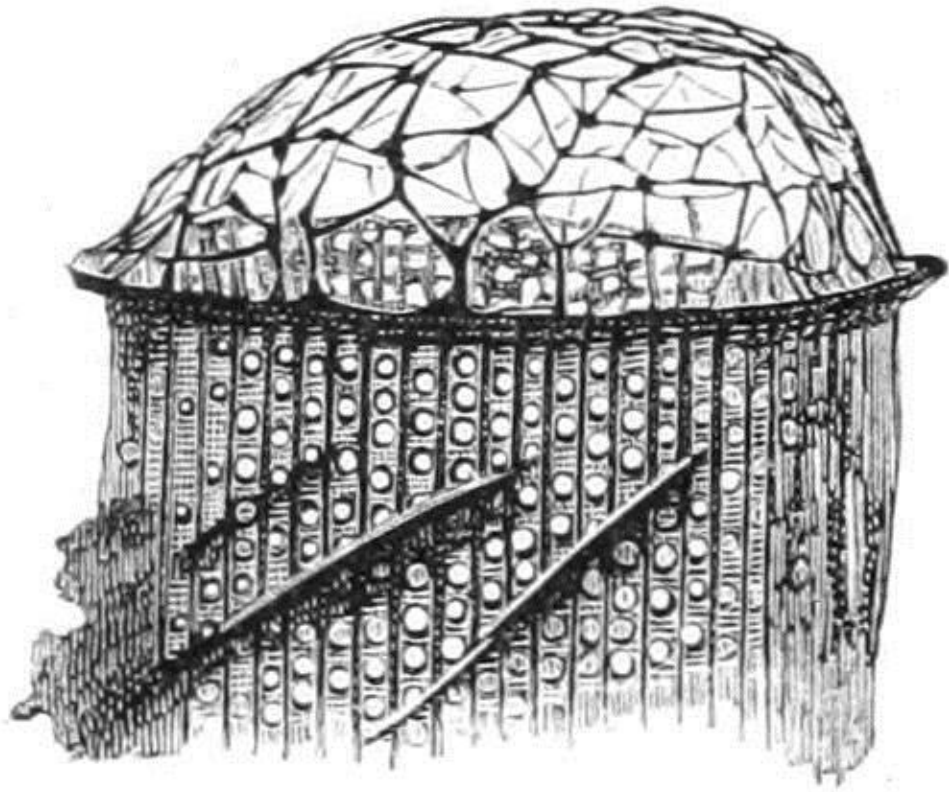
[back](#)



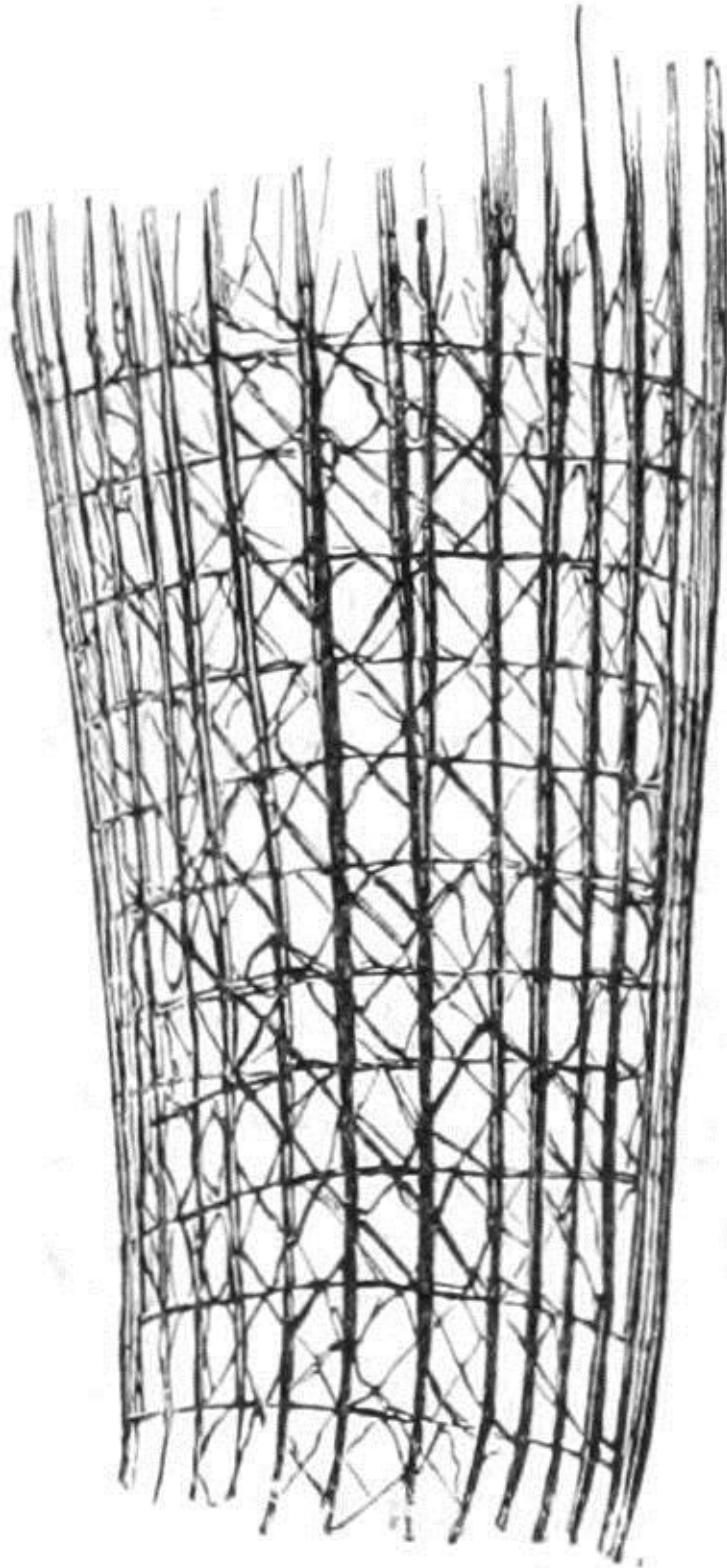
[back](#)



[back](#)



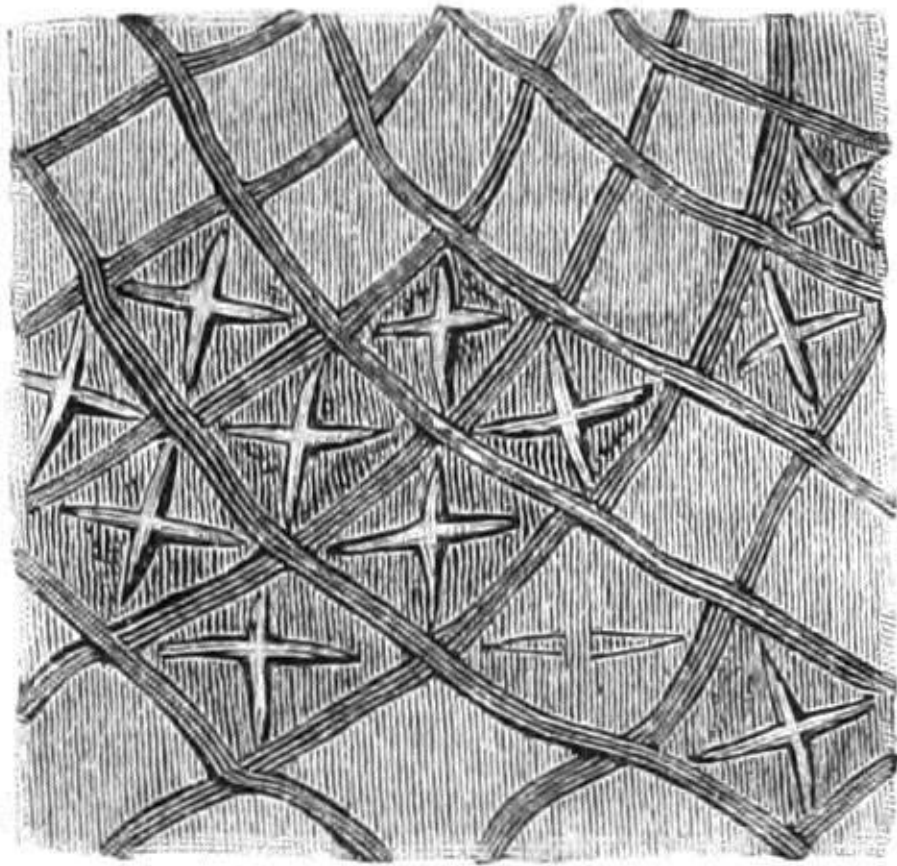
[back](#)



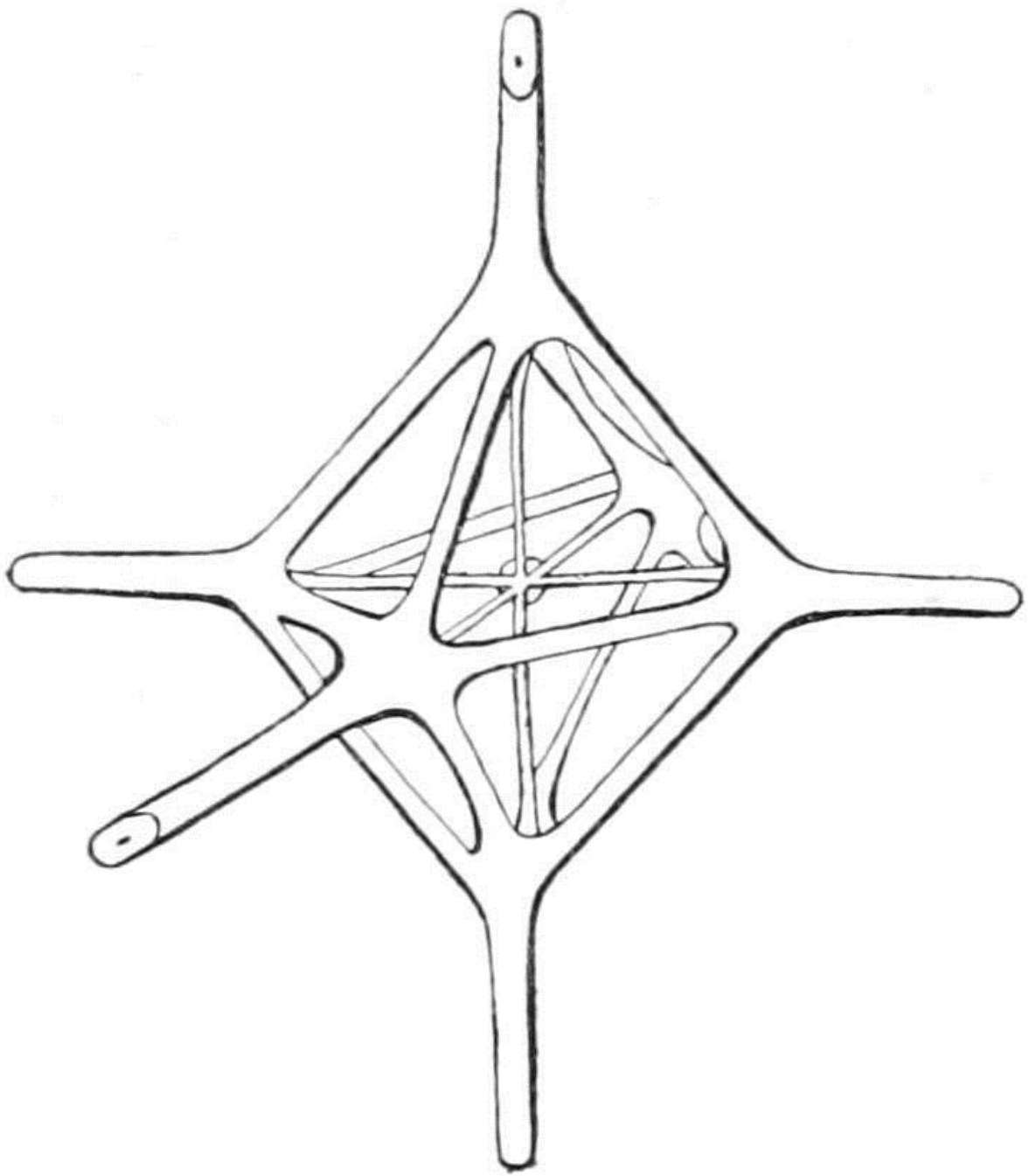
[back](#)



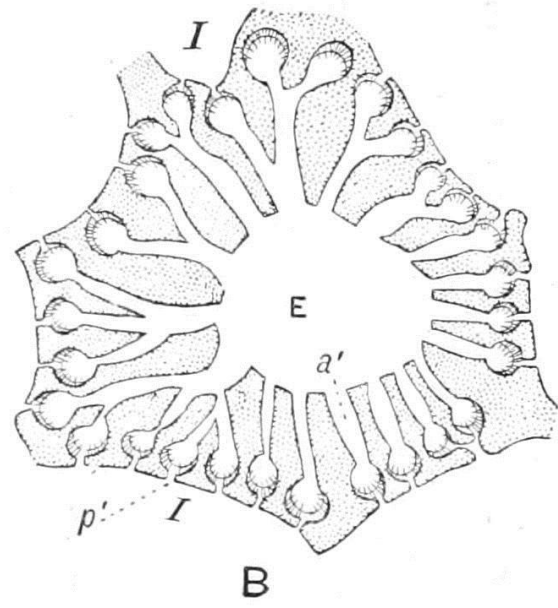
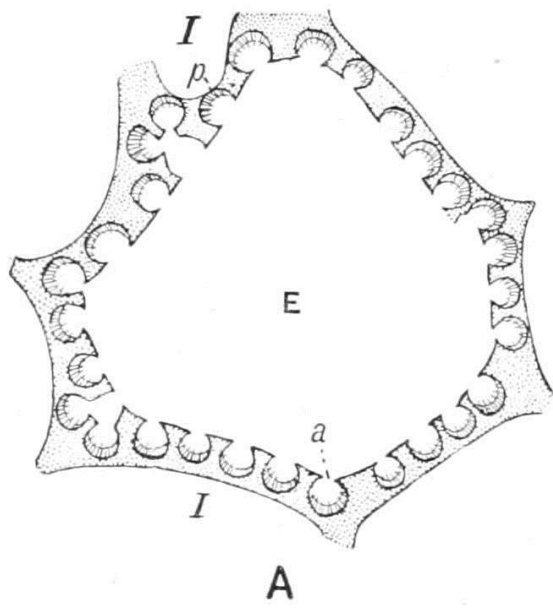
[back](#)



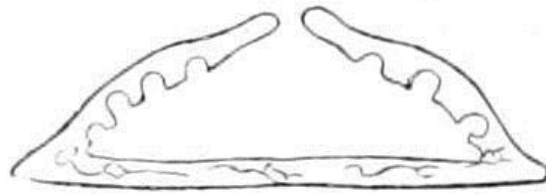
[back](#)



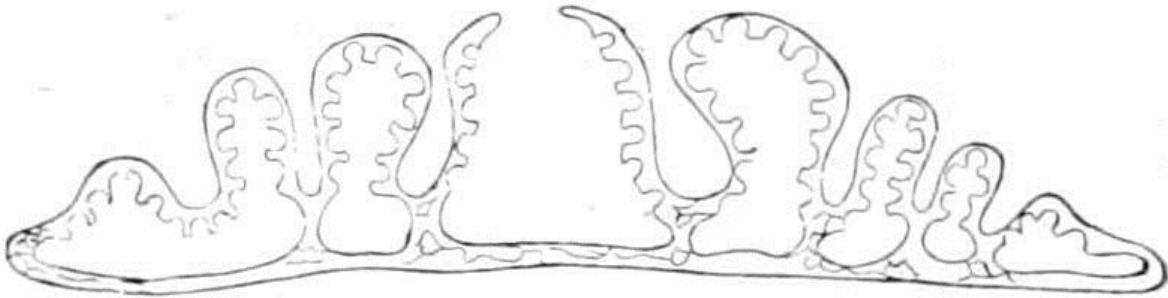
[back](#)



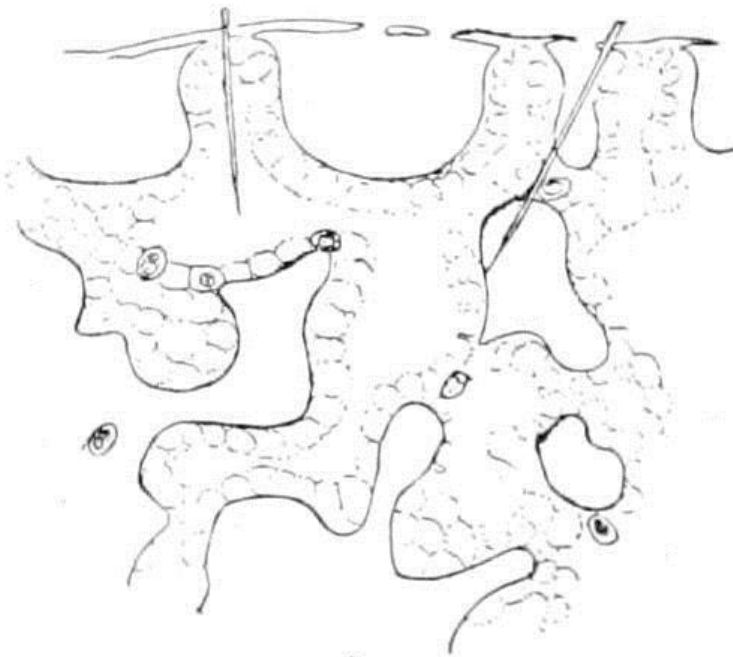
[back](#)



A

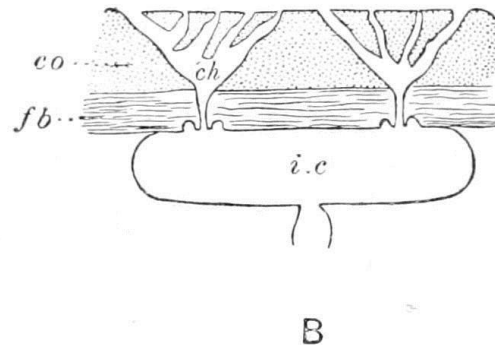
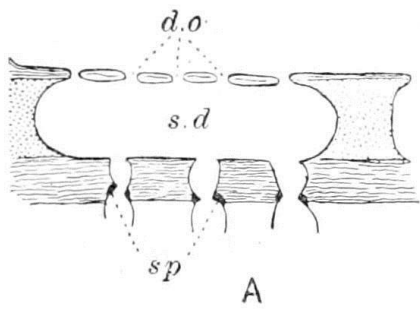


B

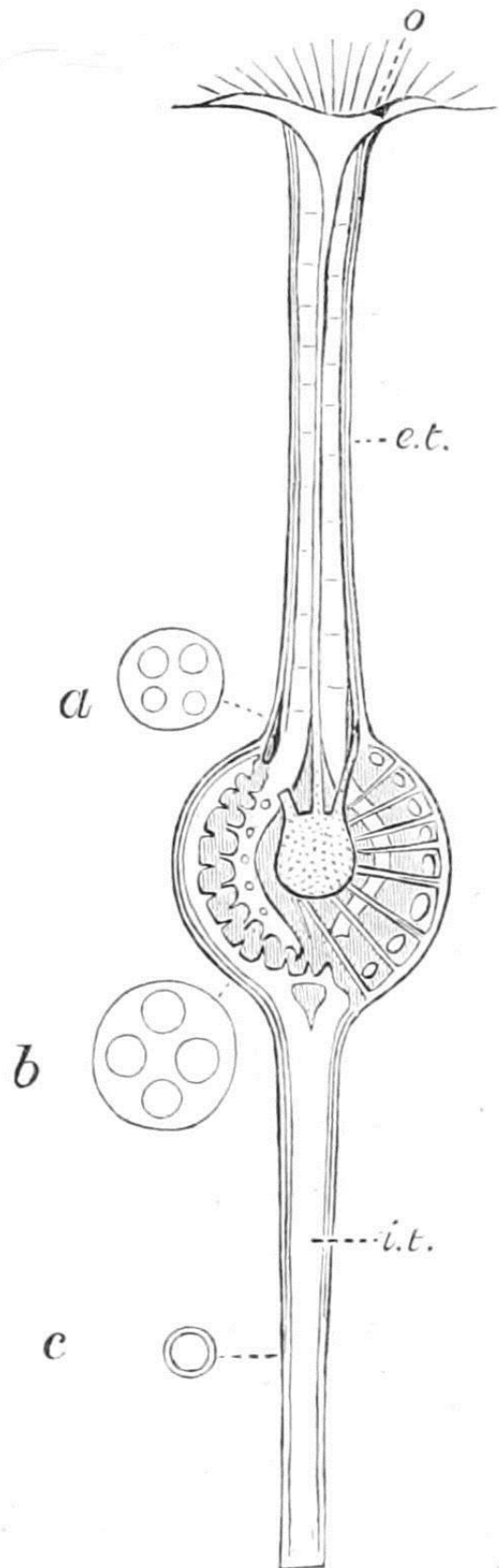


C

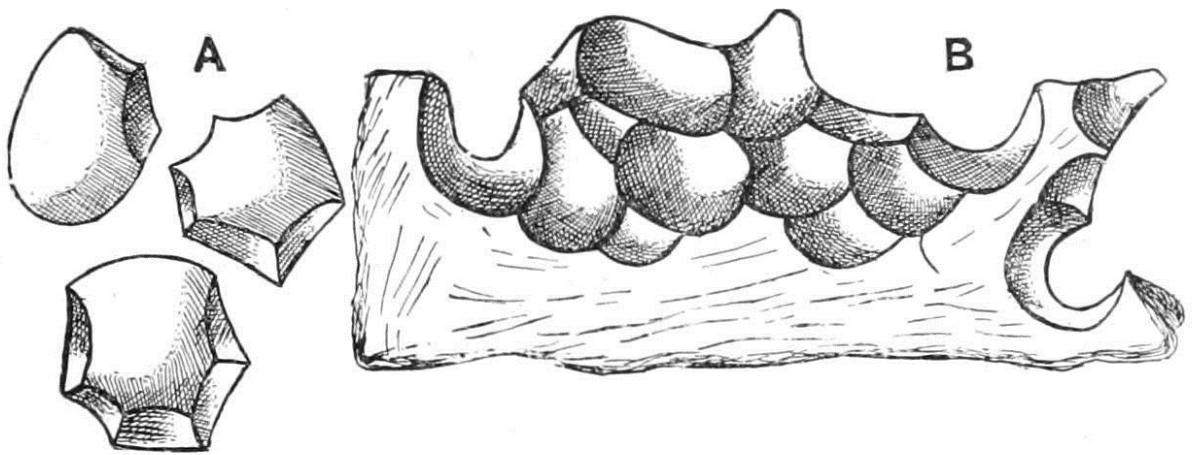
[back](#)



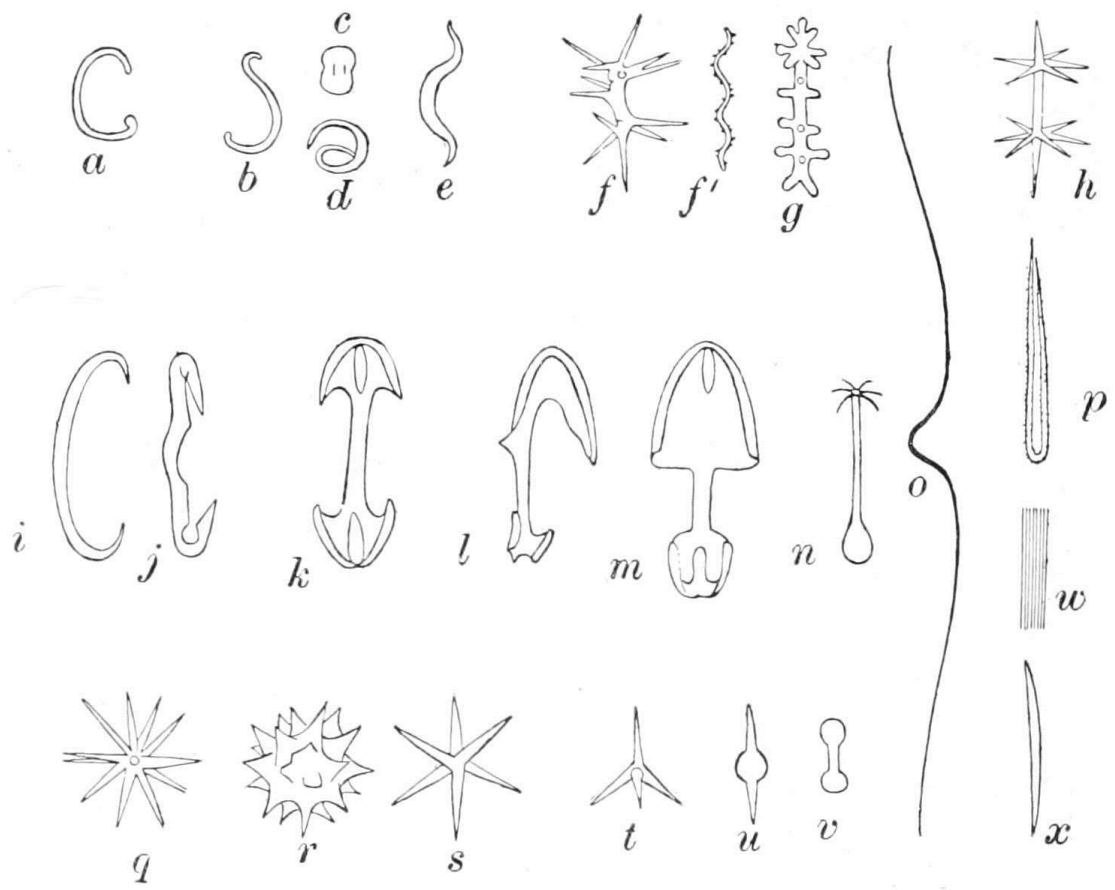
[back](#)



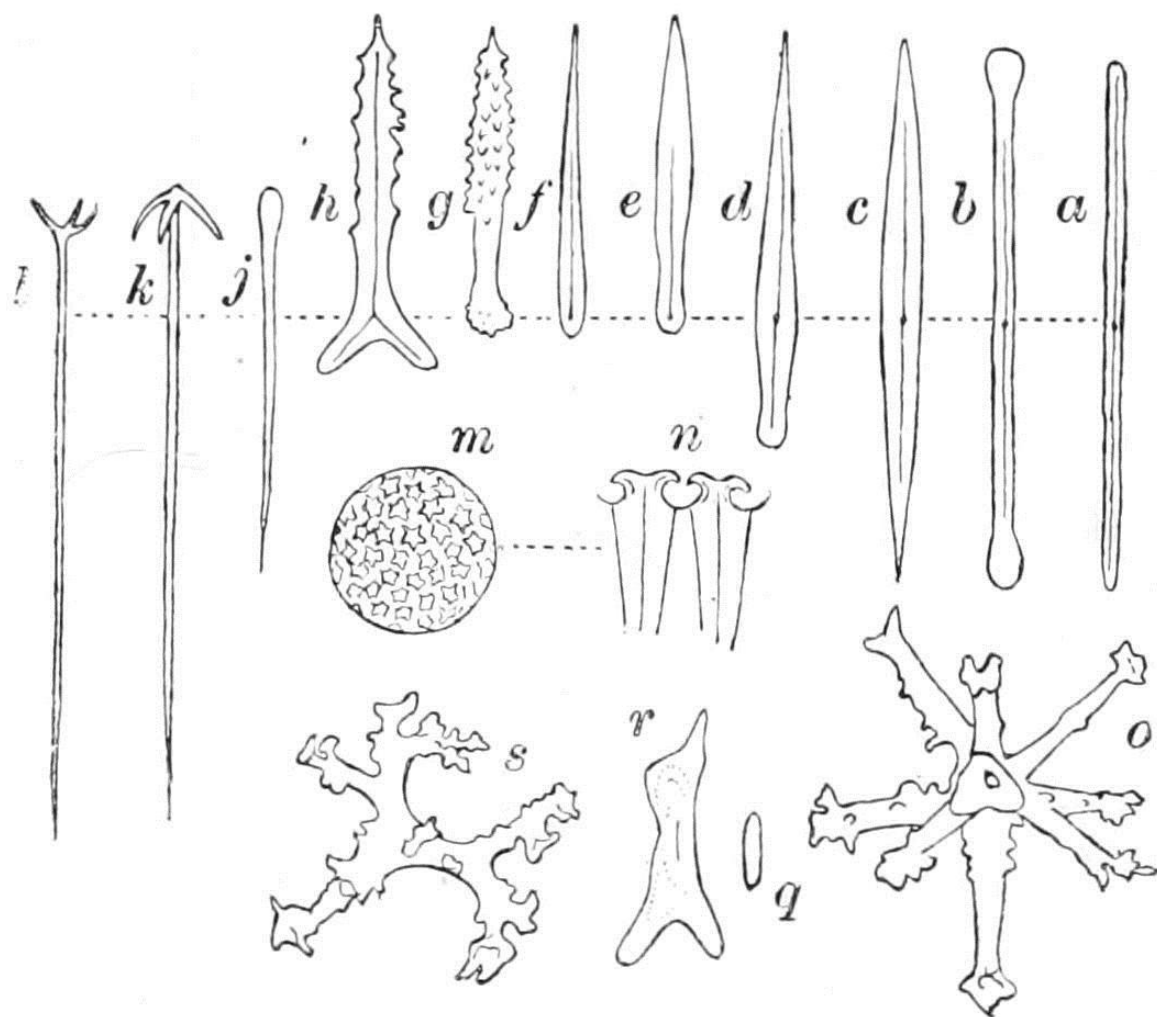
[back](#)



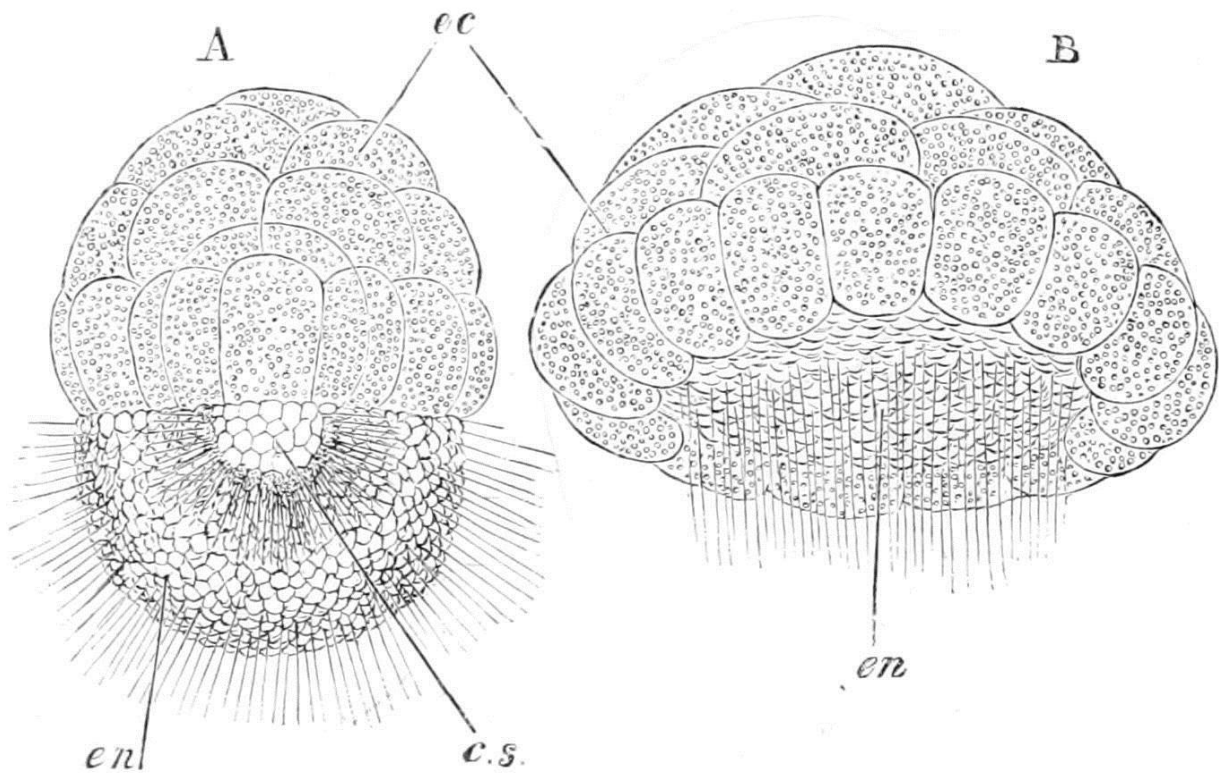
[back](#)



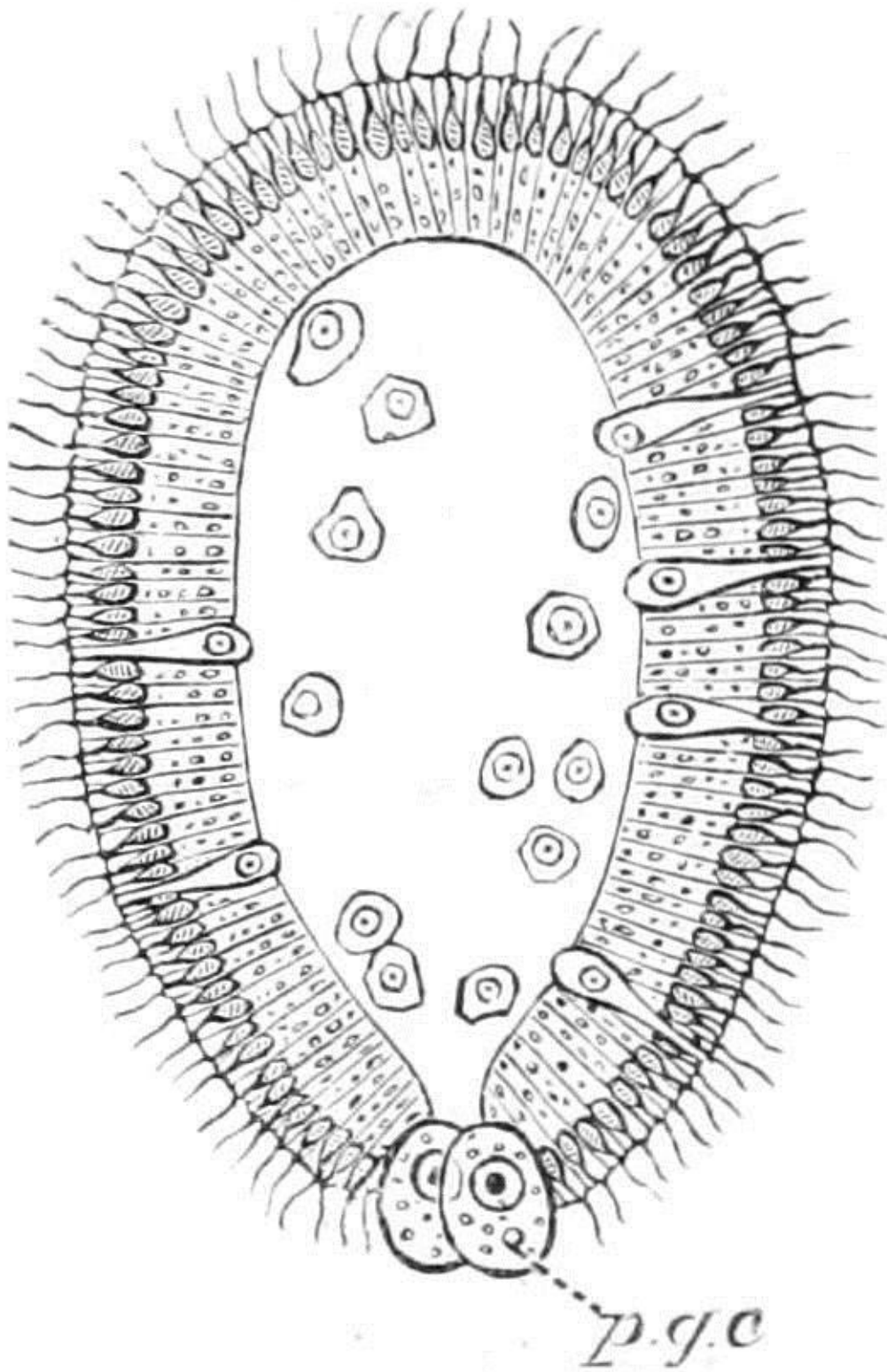
[back](#)



[back](#)



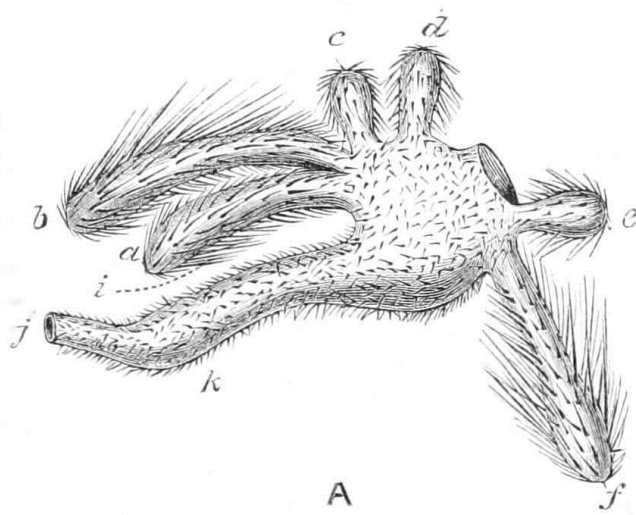
[back](#)



[back](#)

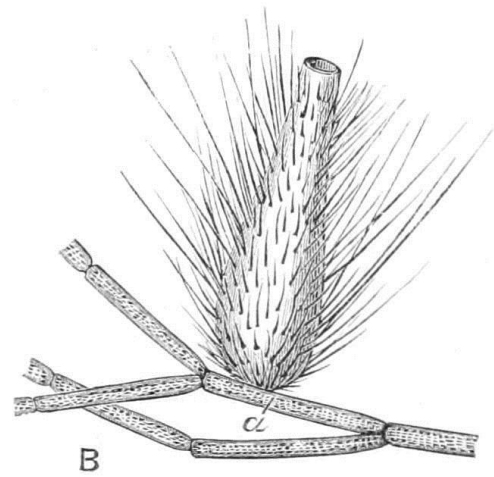


[back](#)

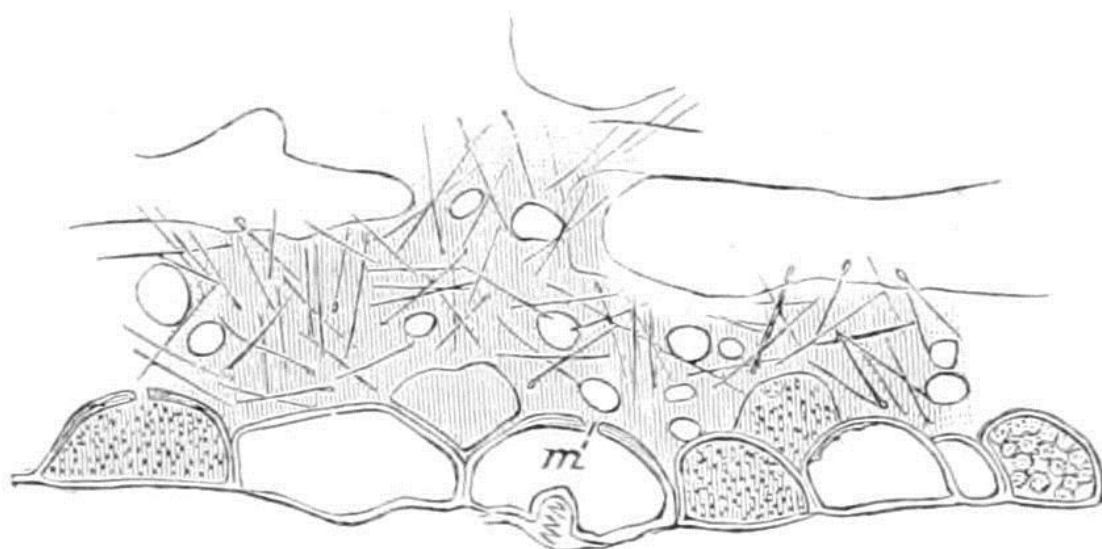


A

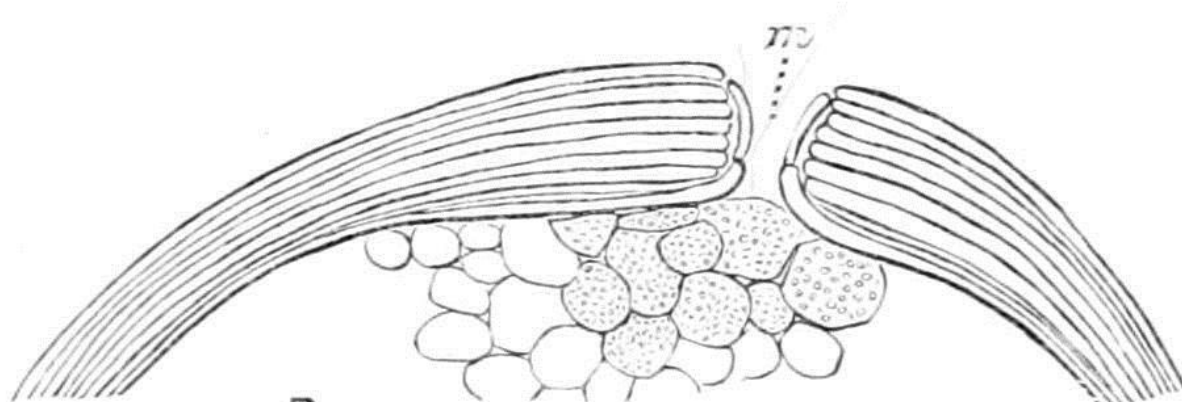
[back](#)



B

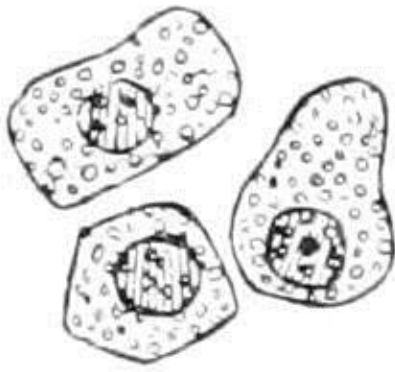


A



B

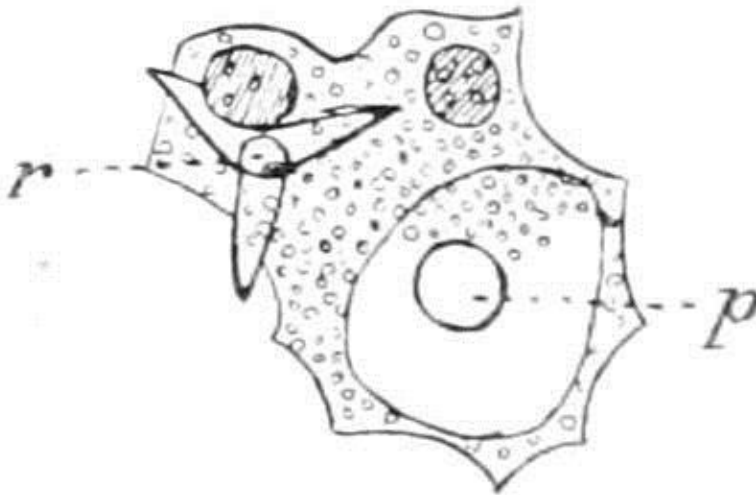
[back](#)



1

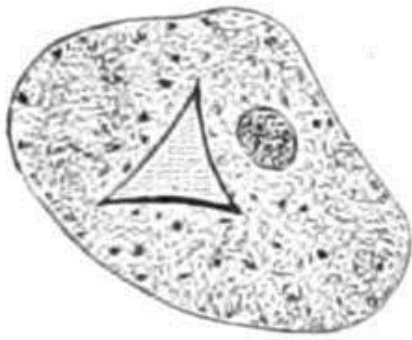


2

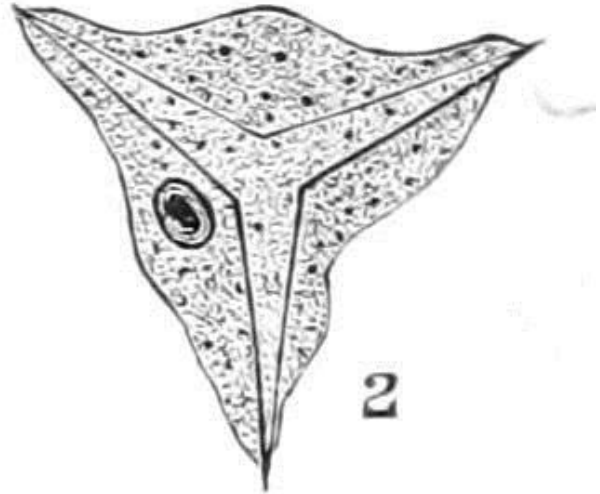


3

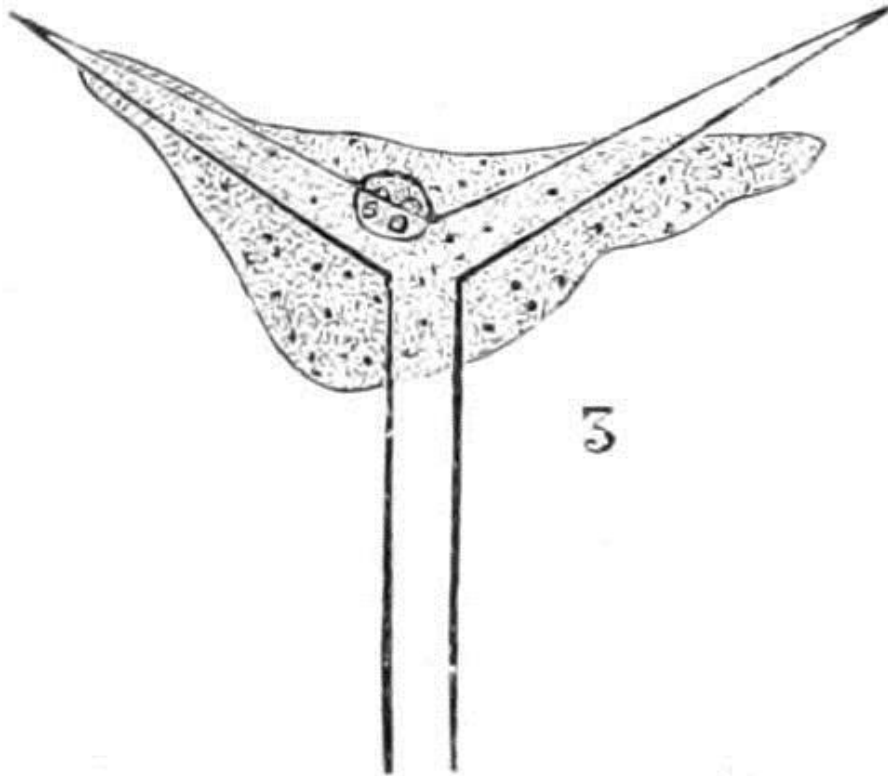
[back](#)



1

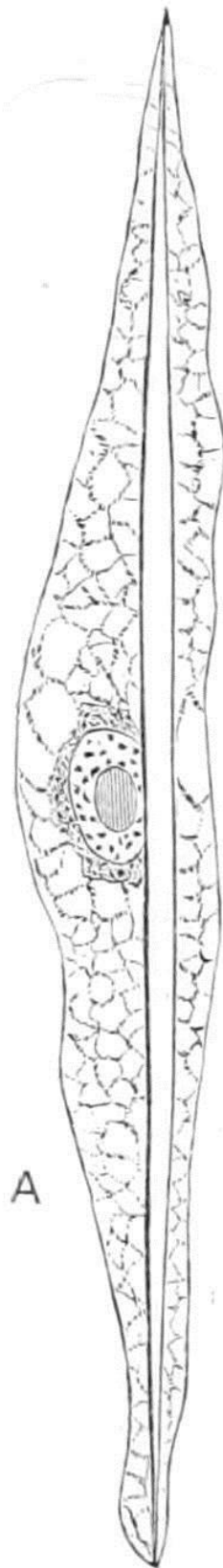


2



3

[back](#)

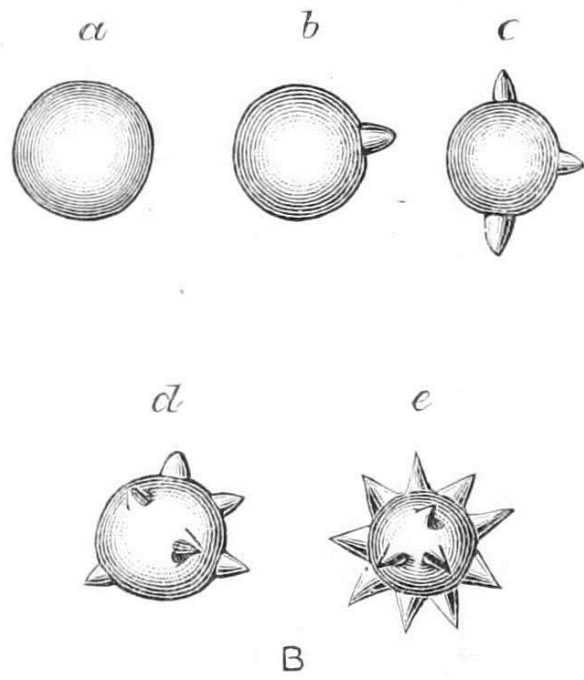
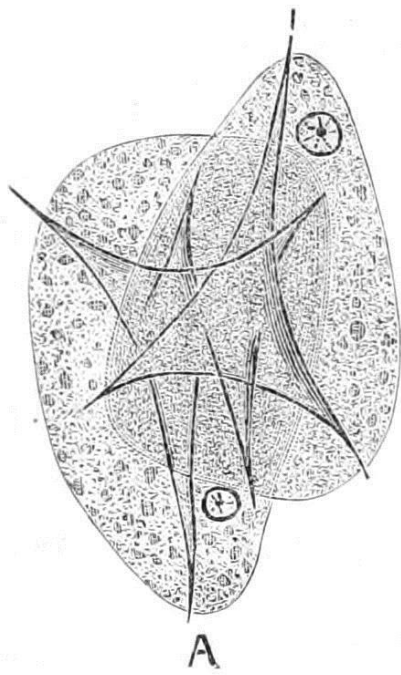


A



B

[back](#)



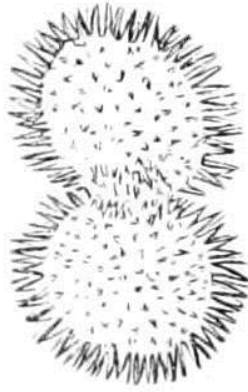
[back](#)



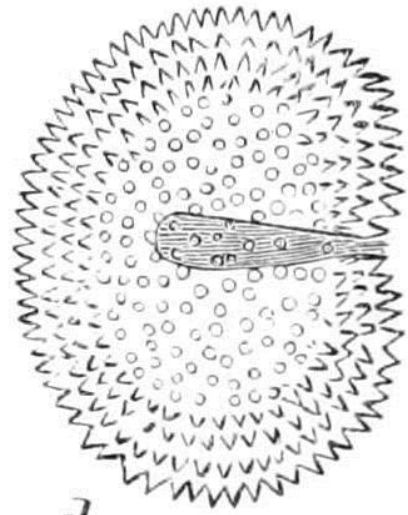
a



b

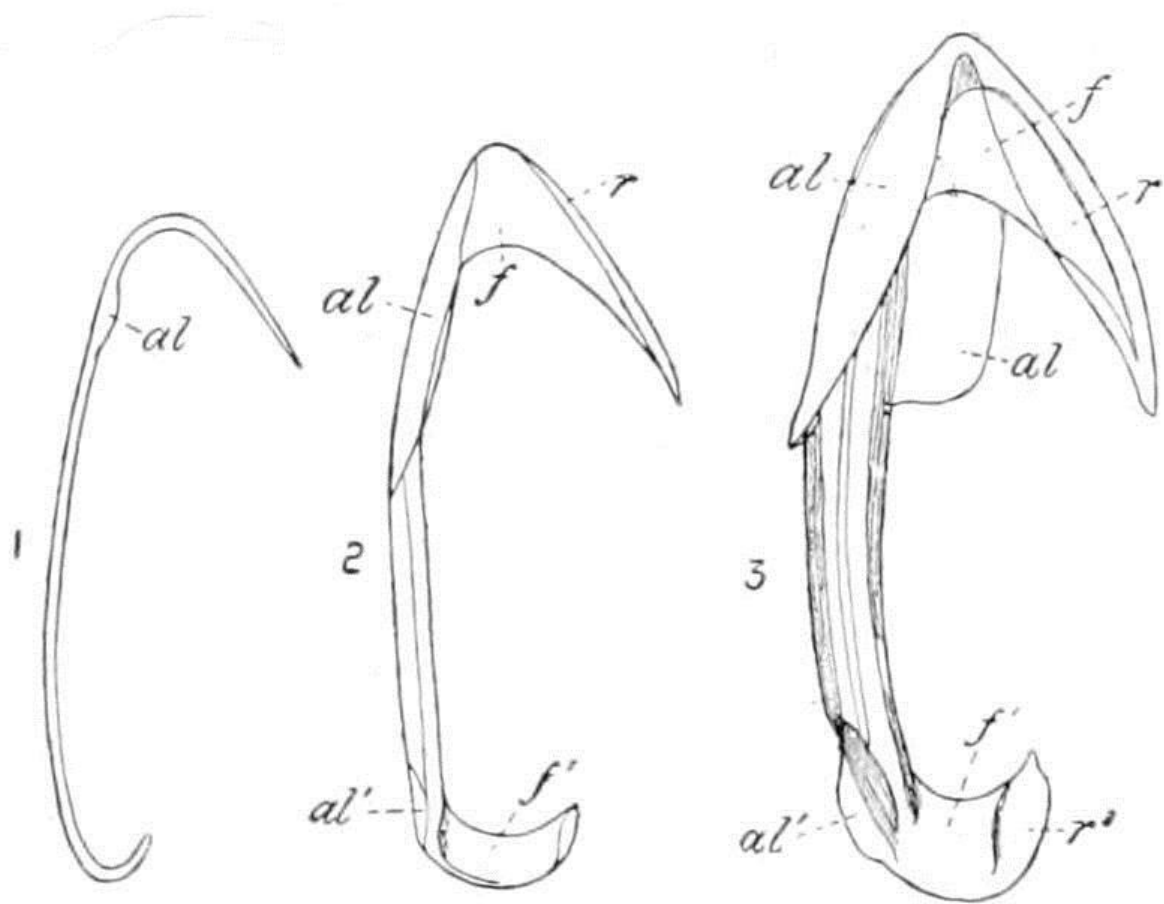


c

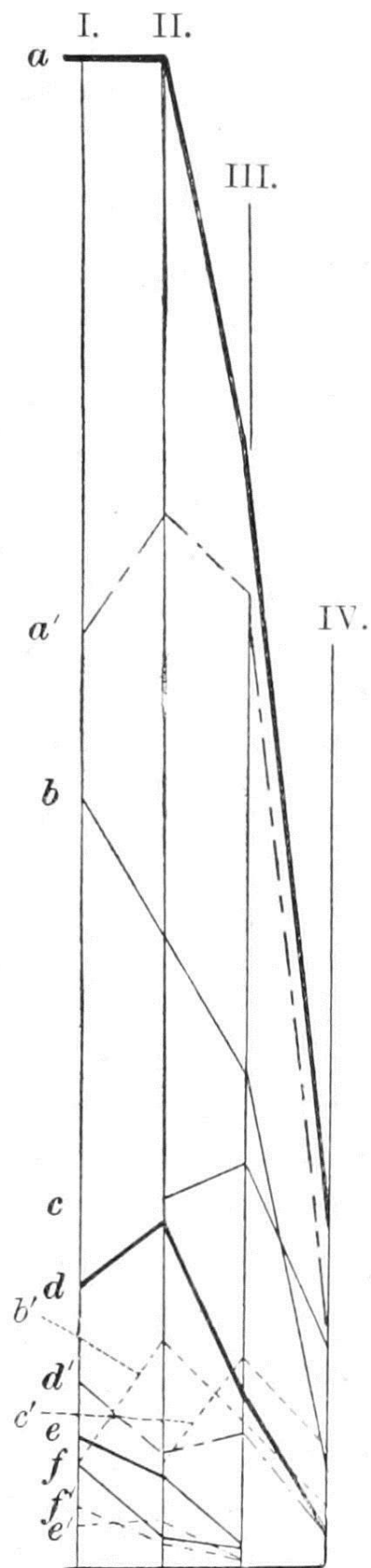


d

[back](#)



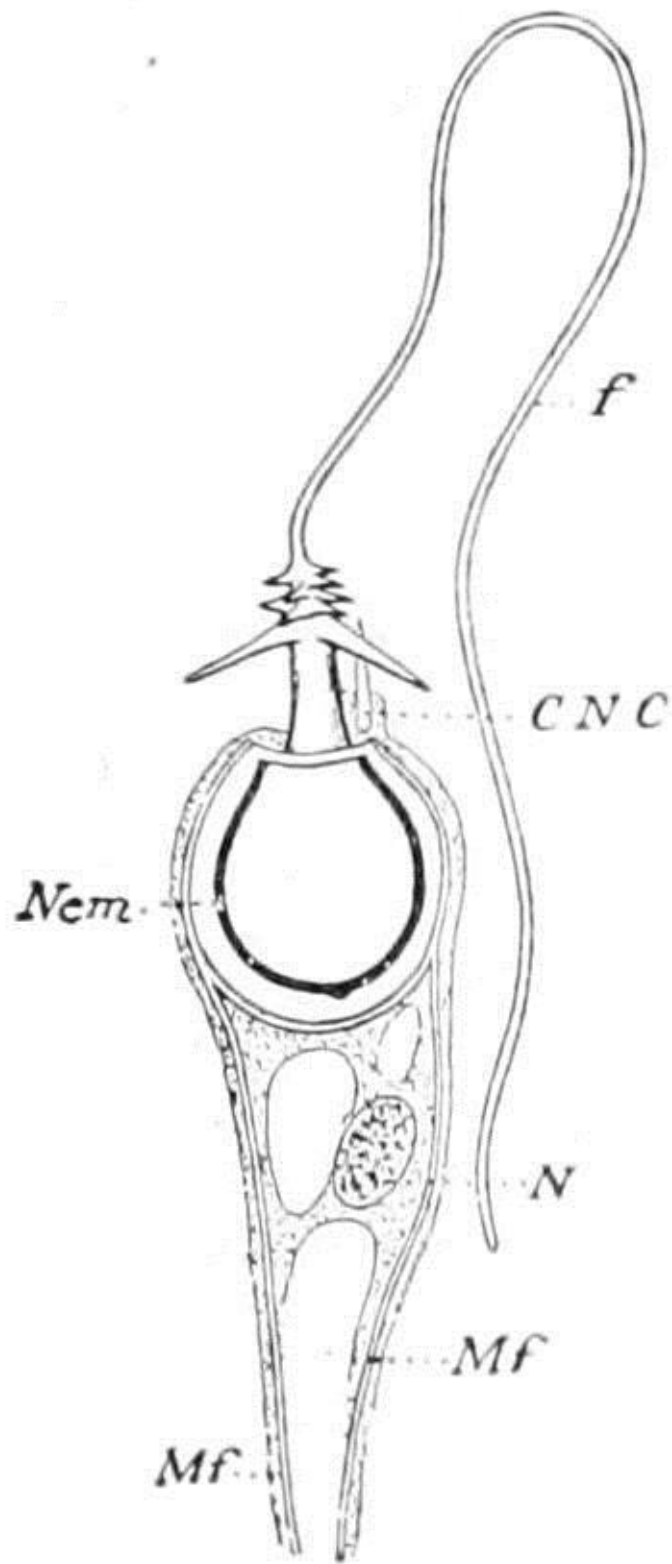
[back](#)



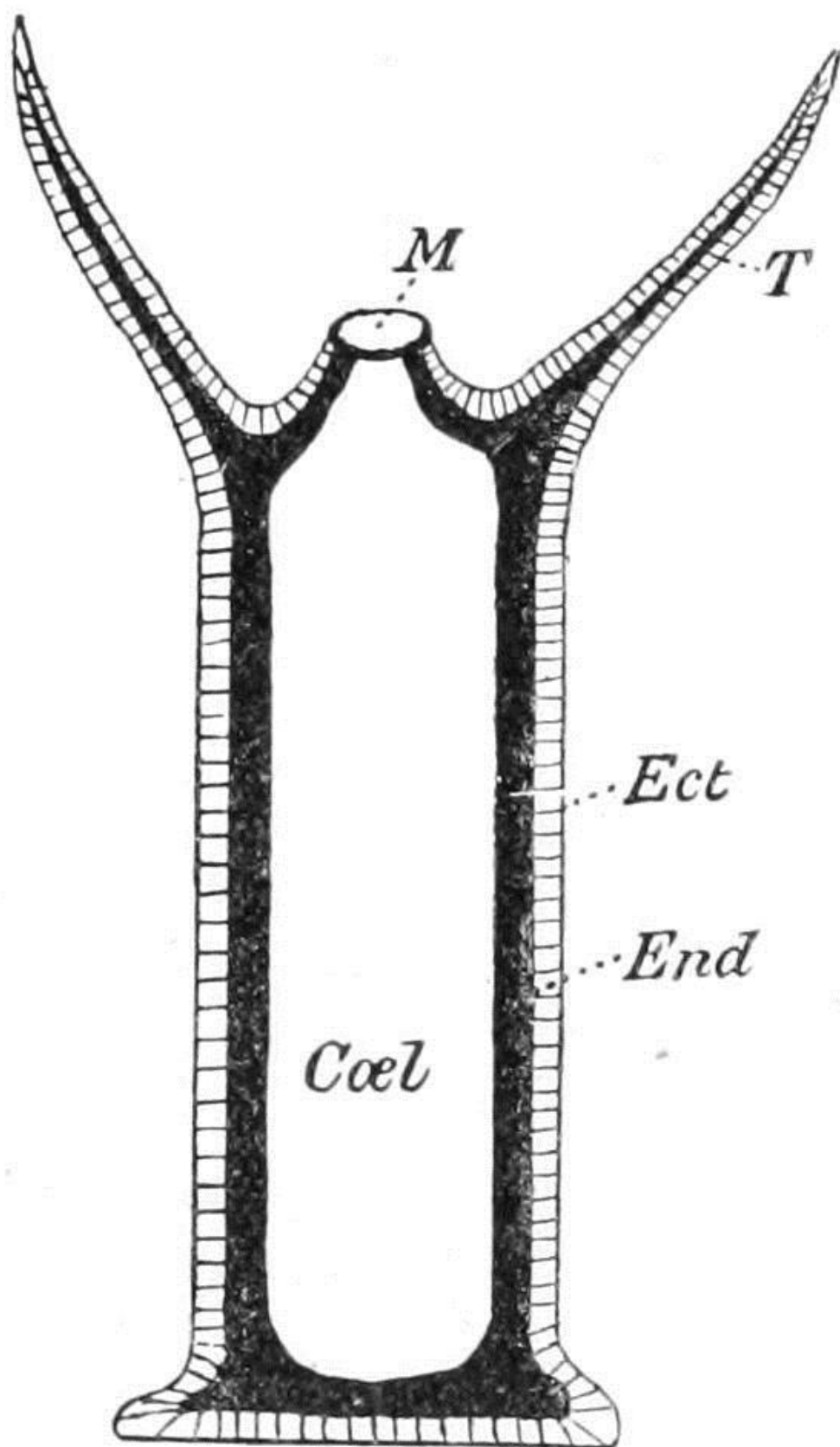
[back](#)

	PALEOZOIC					MESOZOIC					CAINOZOIC							
	CAMBRIAN	ORDOVICIAN	SILURIAN	DEVONIAN	CARBONIFEROUS	PERMIAN	TRIAS	LIAS	MID JURASSIC	UP JURASSIC	L ¹ CRETACEOUS	UP CRETACEOUS	EOCENE	OLIGOCENE	MIOCENE	PLIOCENE	PLISTOCENE	RECENT
MEGAMASTICTORA																		
CALCAREA HOMOCOELA																		
CALCAREA HETEROCOELA																		
SYCTETIDAE																		
GRANTIIDAE																		
PHARETRONES																		
DIALYTINAE																		
LITHONINAE																		
MICROMASTICTORA																		
HEXACTINELLIDA																		
RECEPTACULITIDAE																		
HETERACTINELLIDA																		
OCTACTINELLIDA																		
TETRACTINELLIDA																		
CHORISTIDA																		
LITHISTIDA																		
MONAXONIDA																		
CERATOSA																		

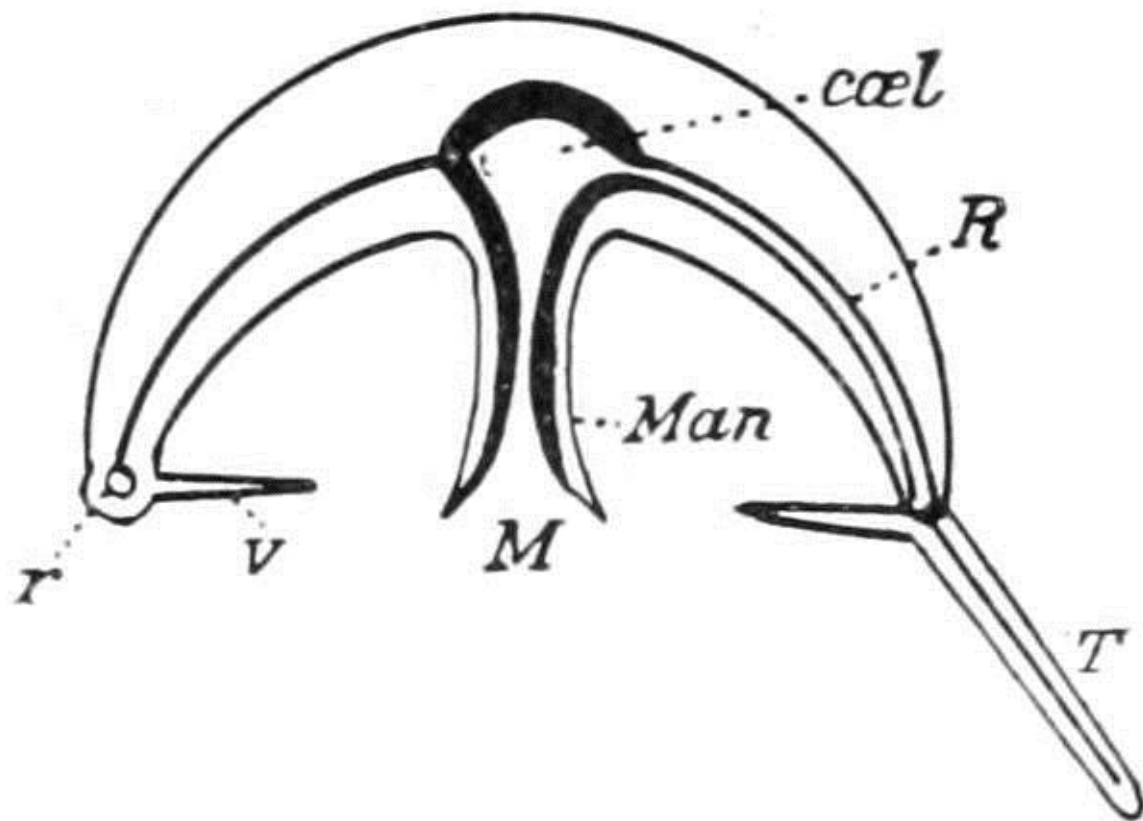
[back](#)



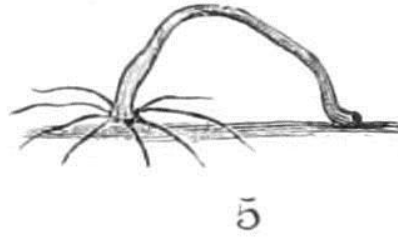
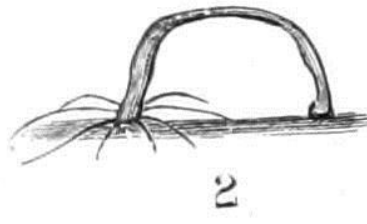
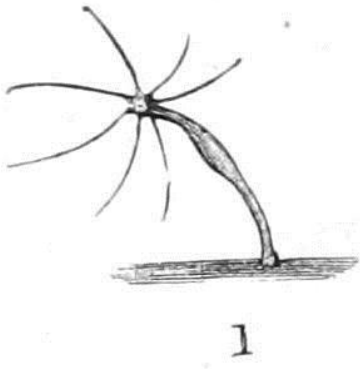
[back](#)



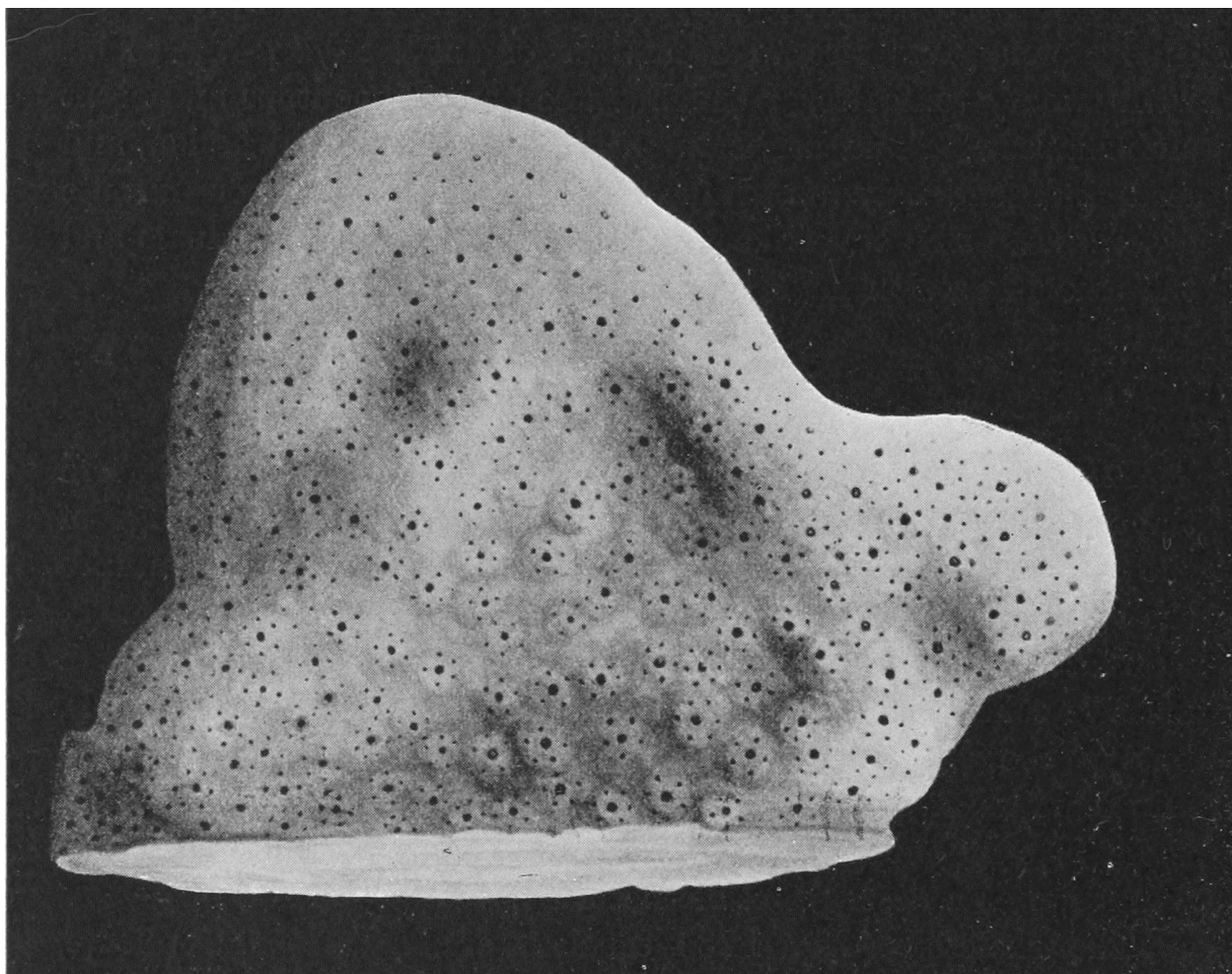
[back](#)



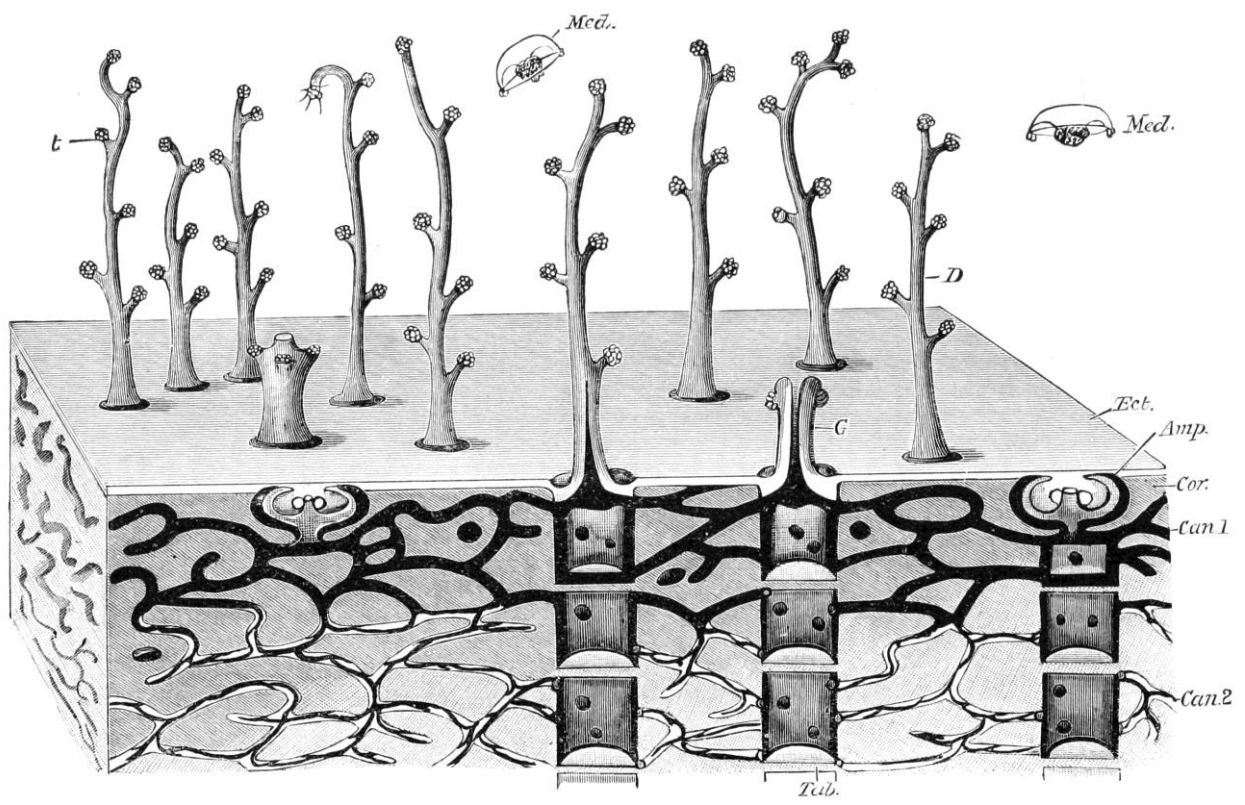
[back](#)



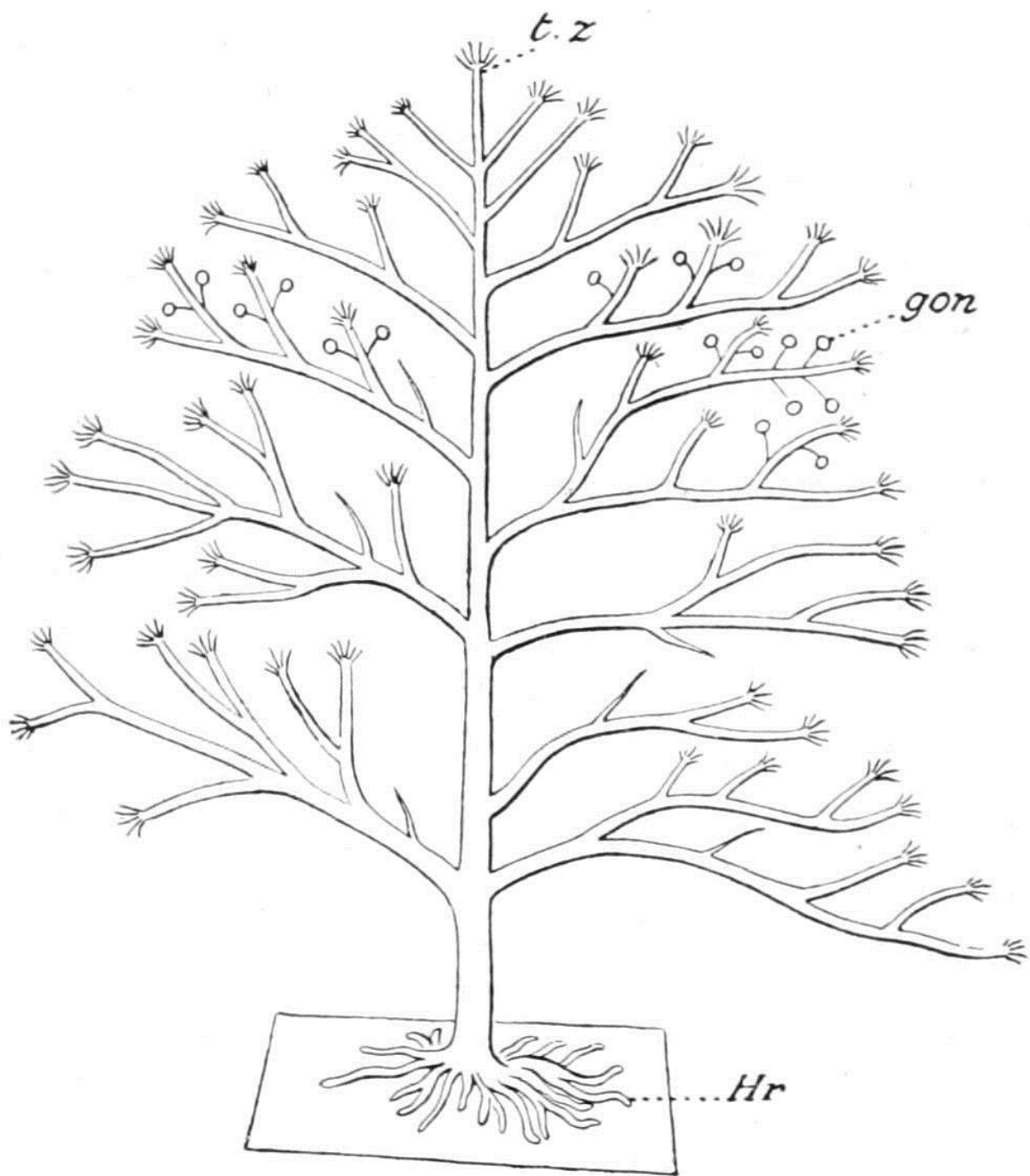
[back](#)



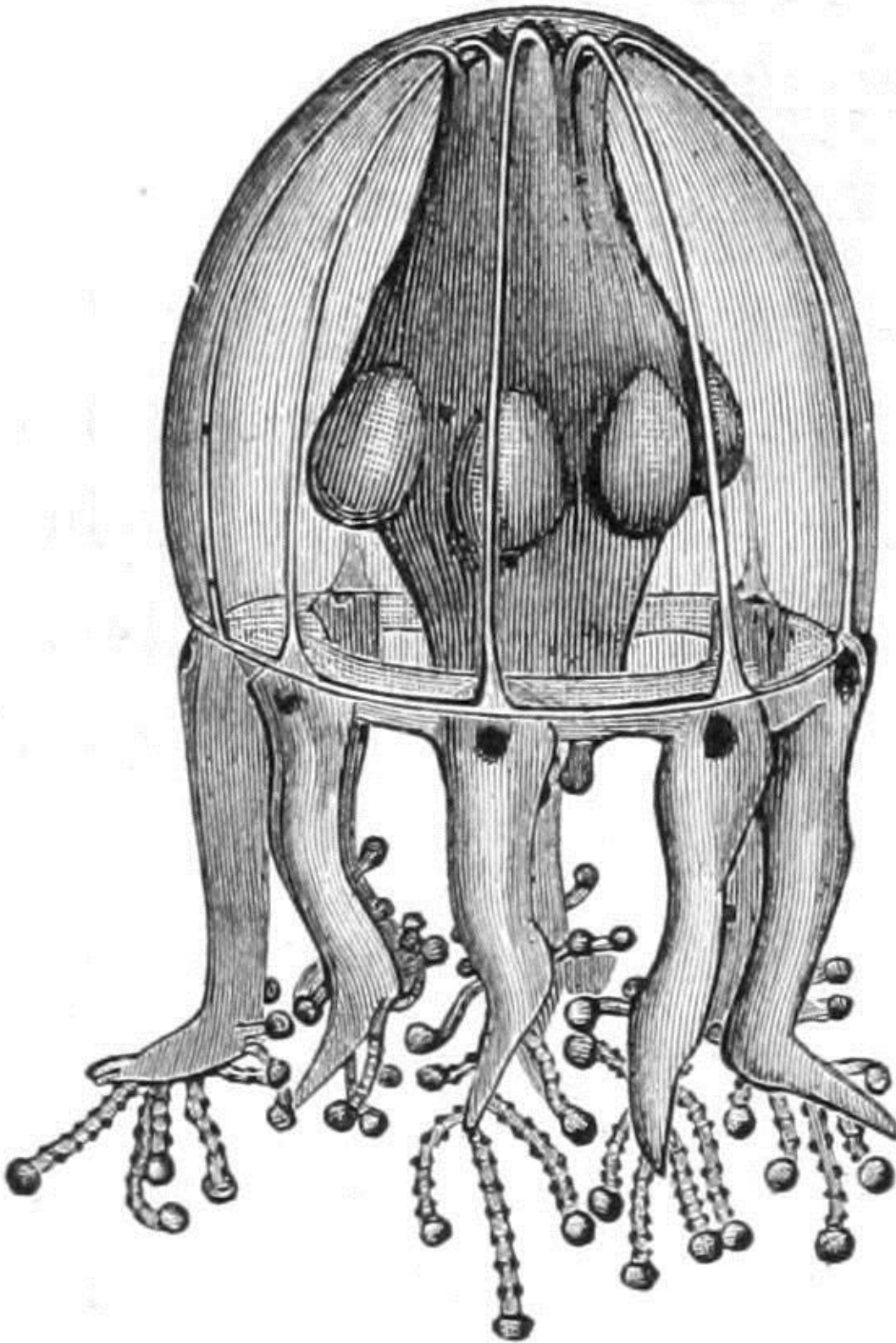
[back](#)



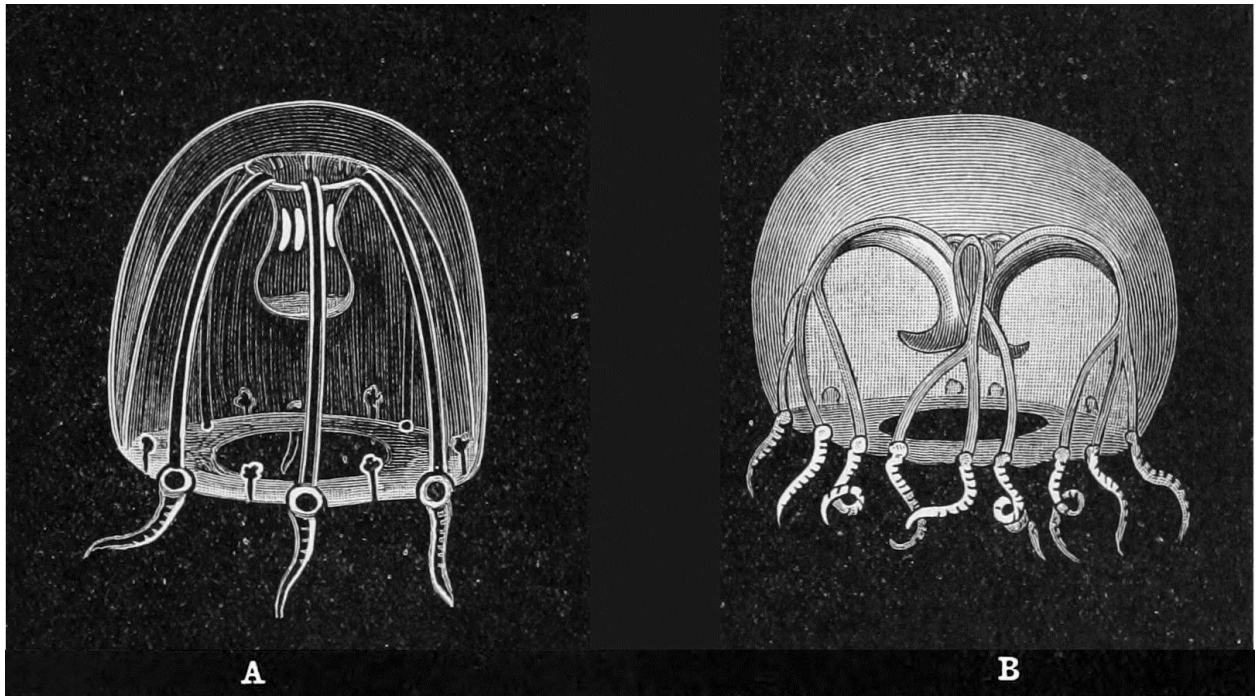
[back](#)



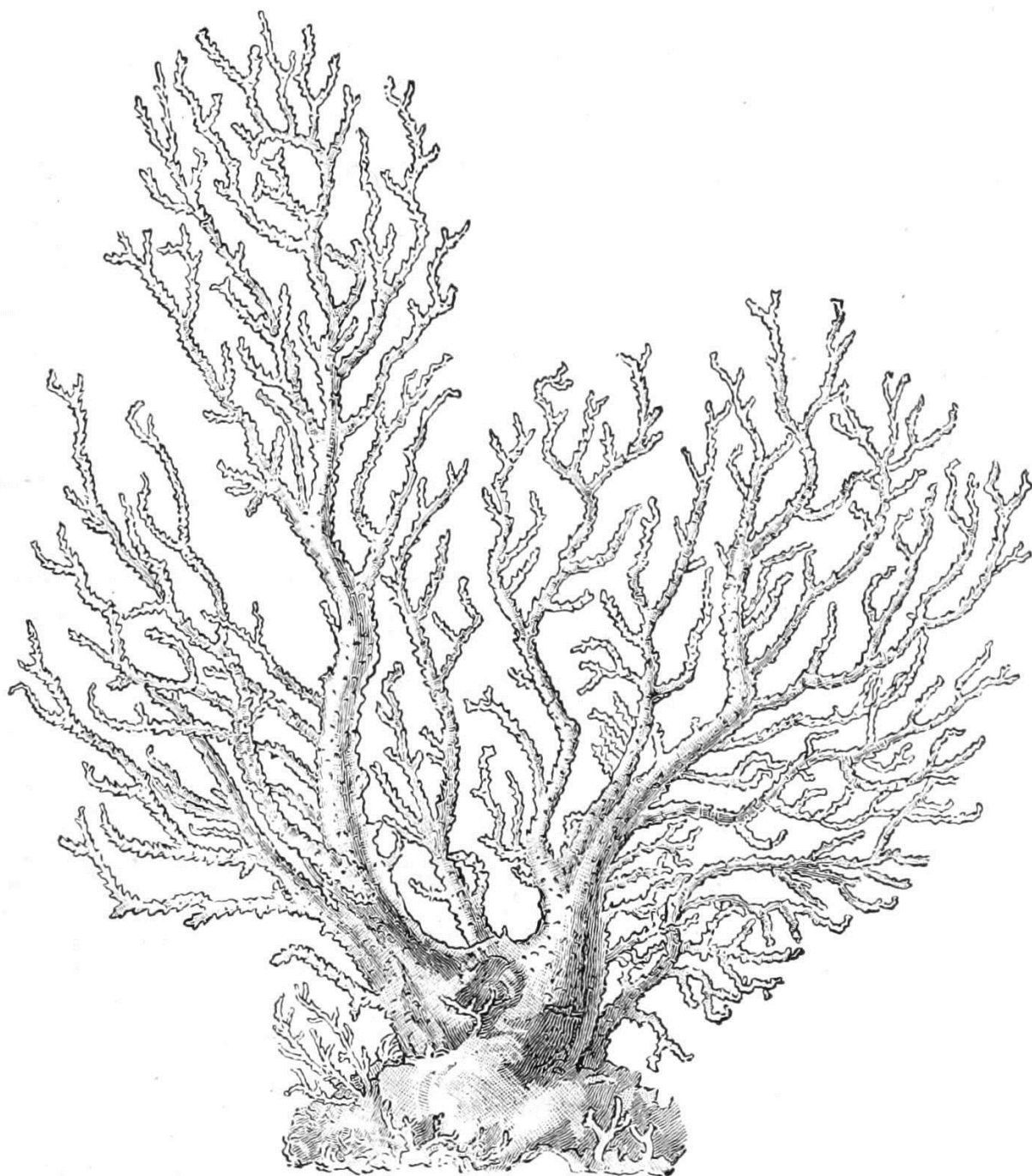
[back](#)



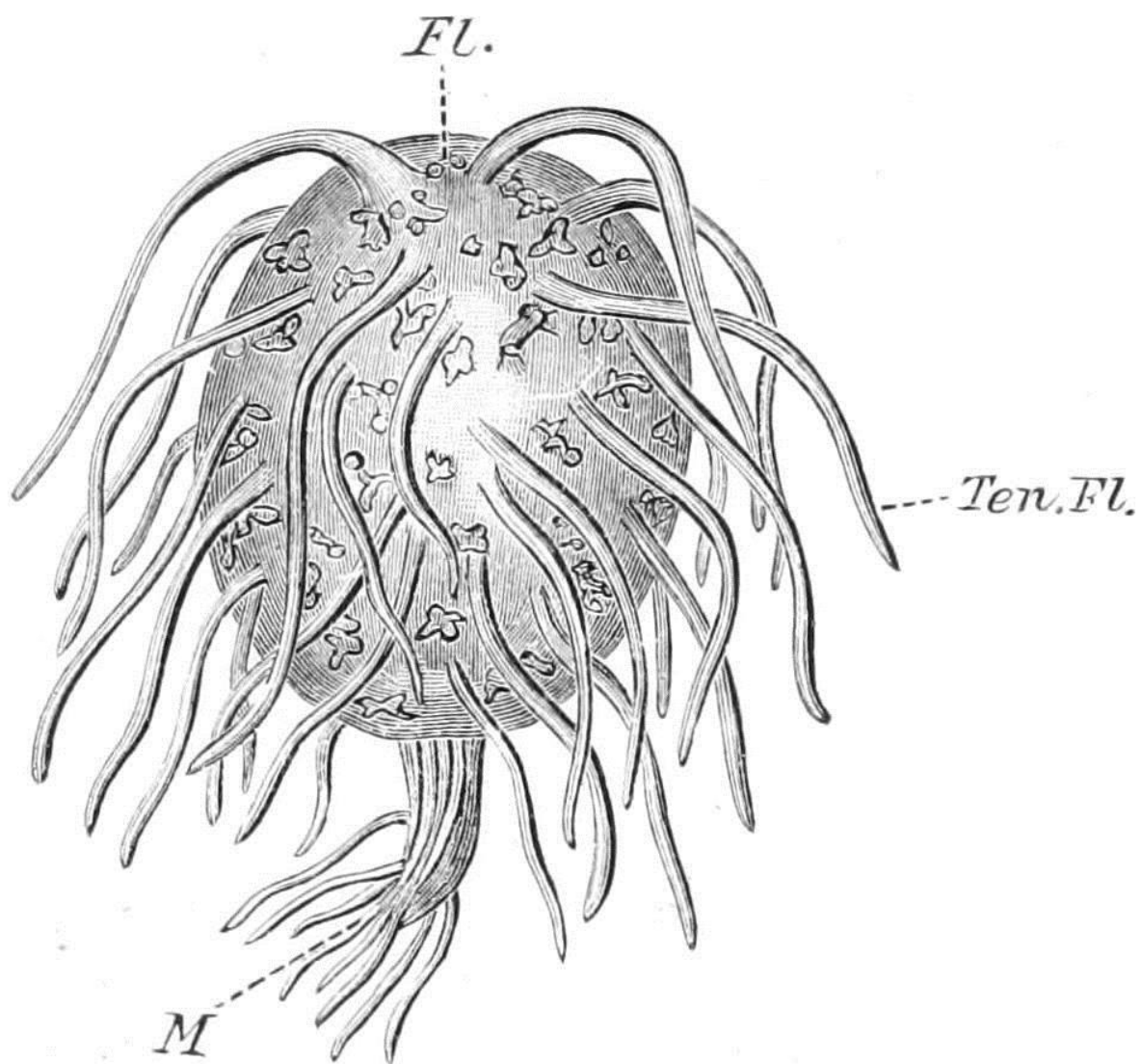
[back](#)



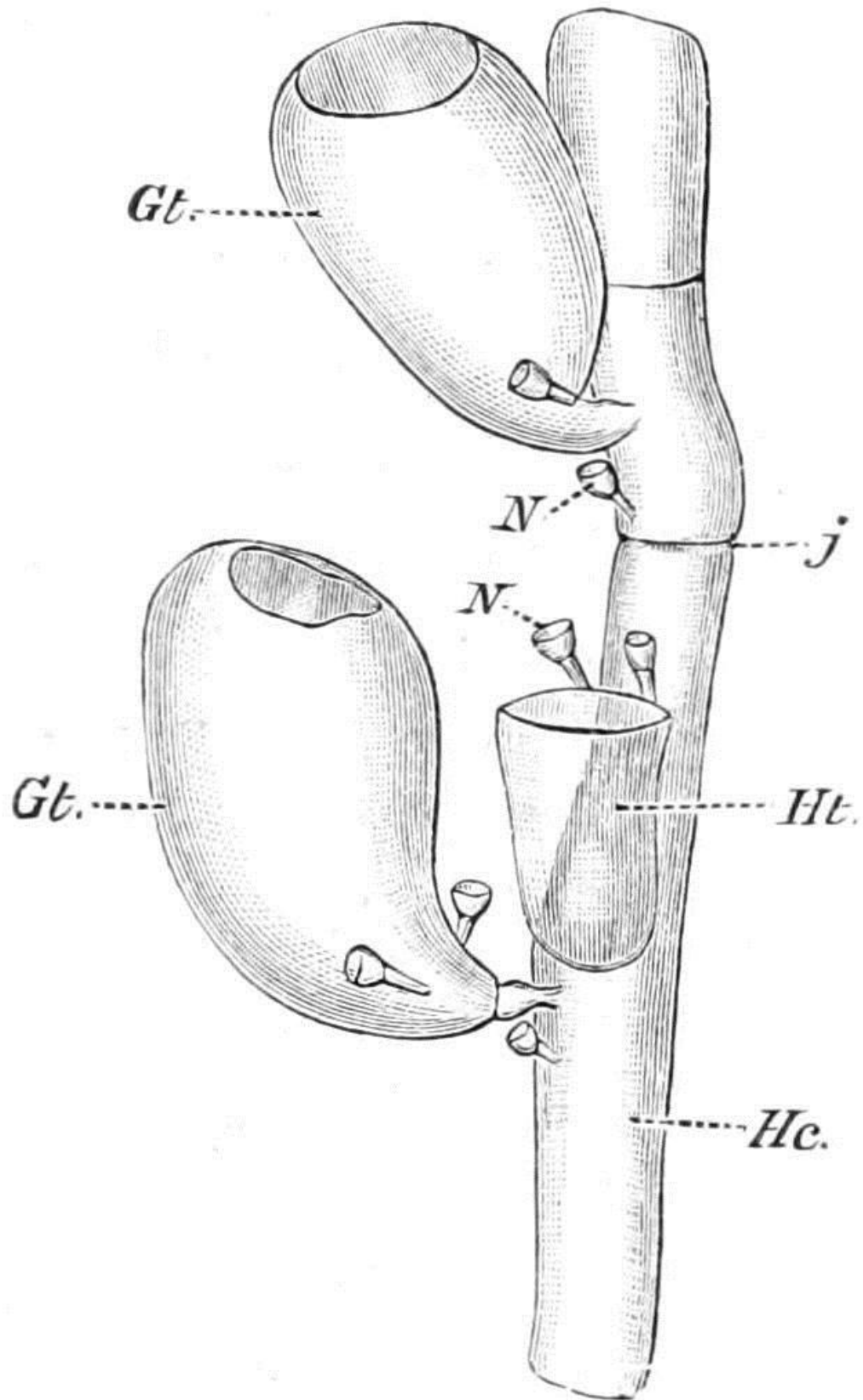
[back](#)



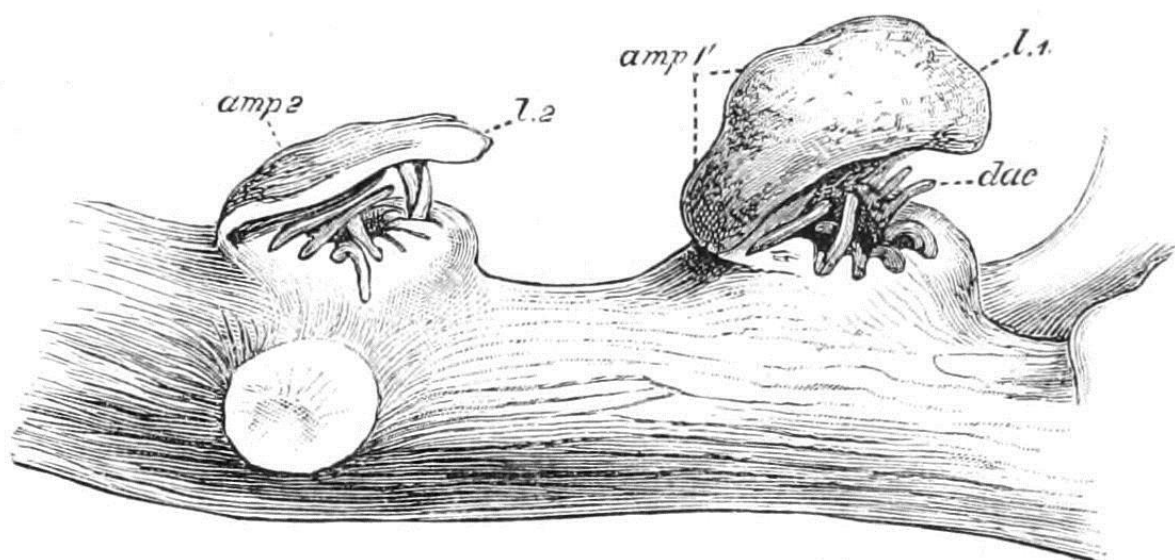
[back](#)



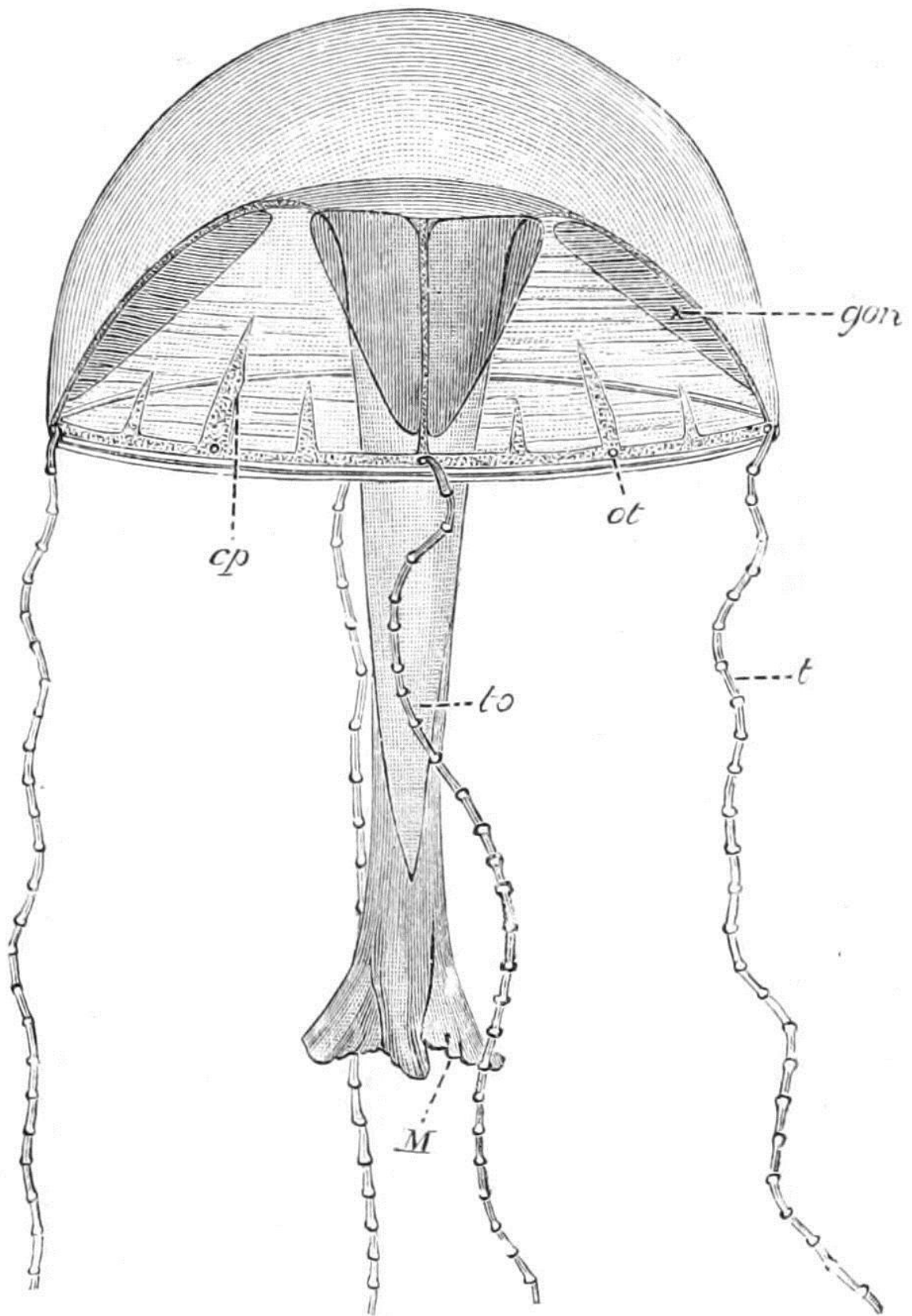
[back](#)



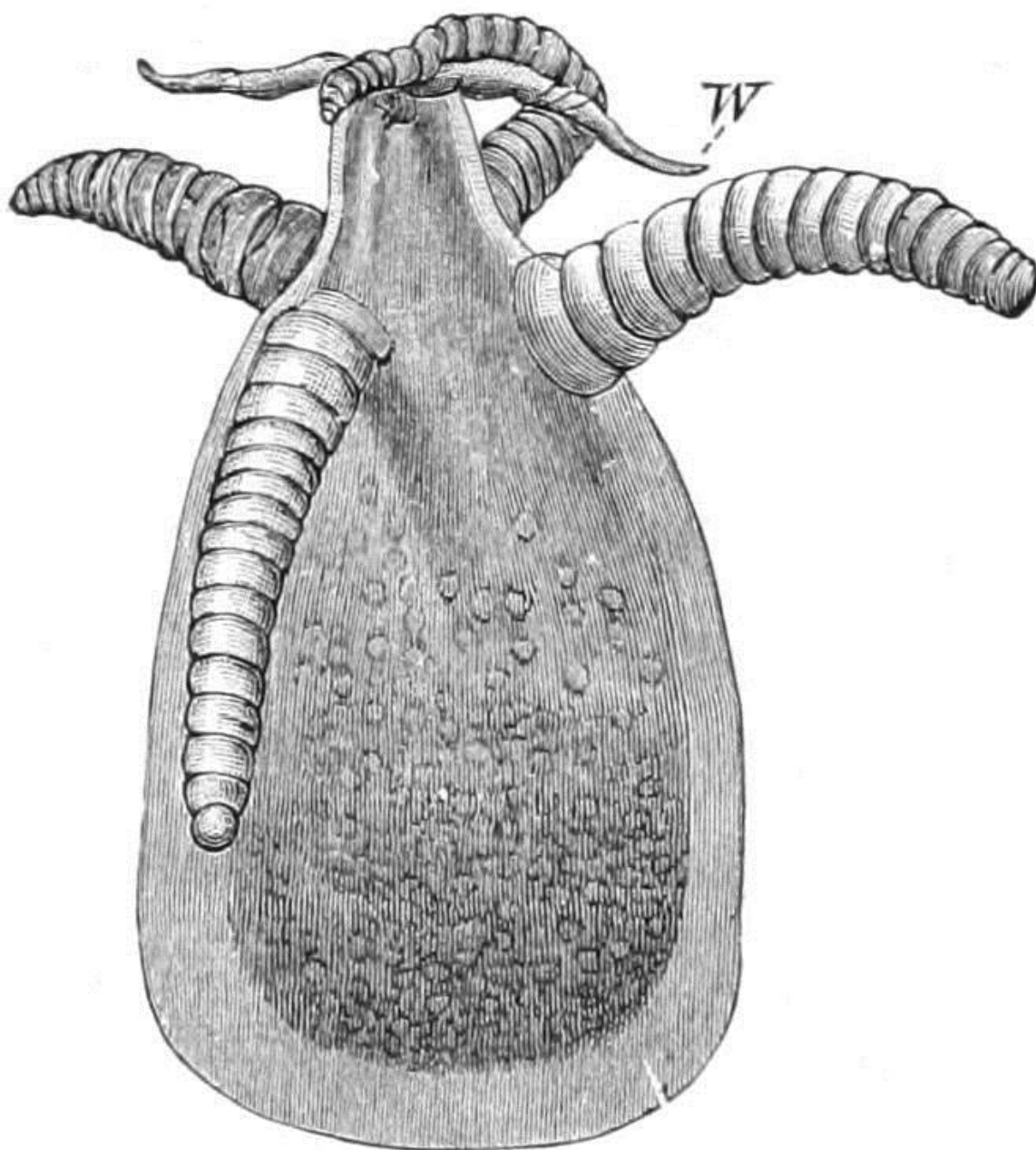
[back](#)



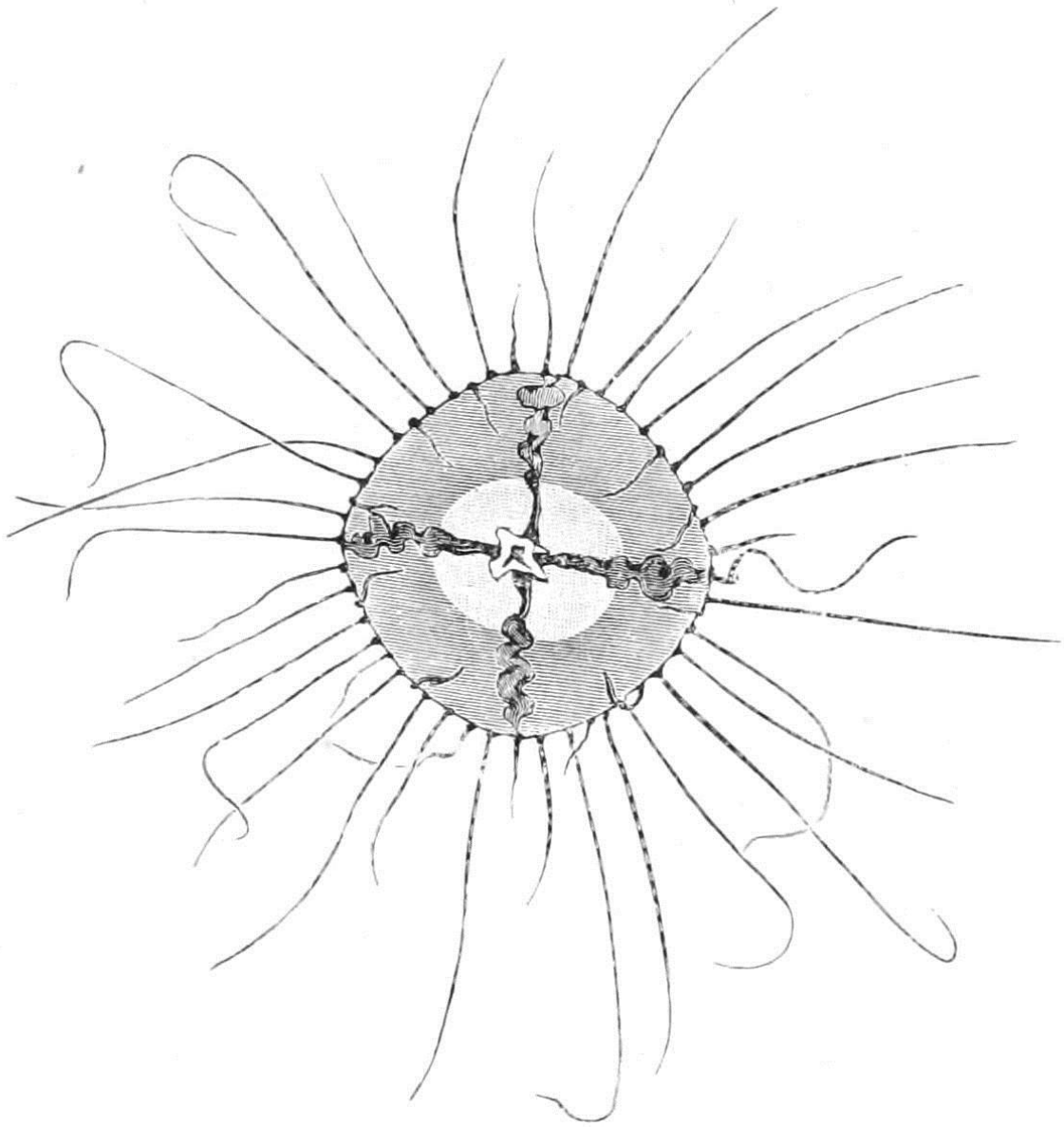
[back](#)



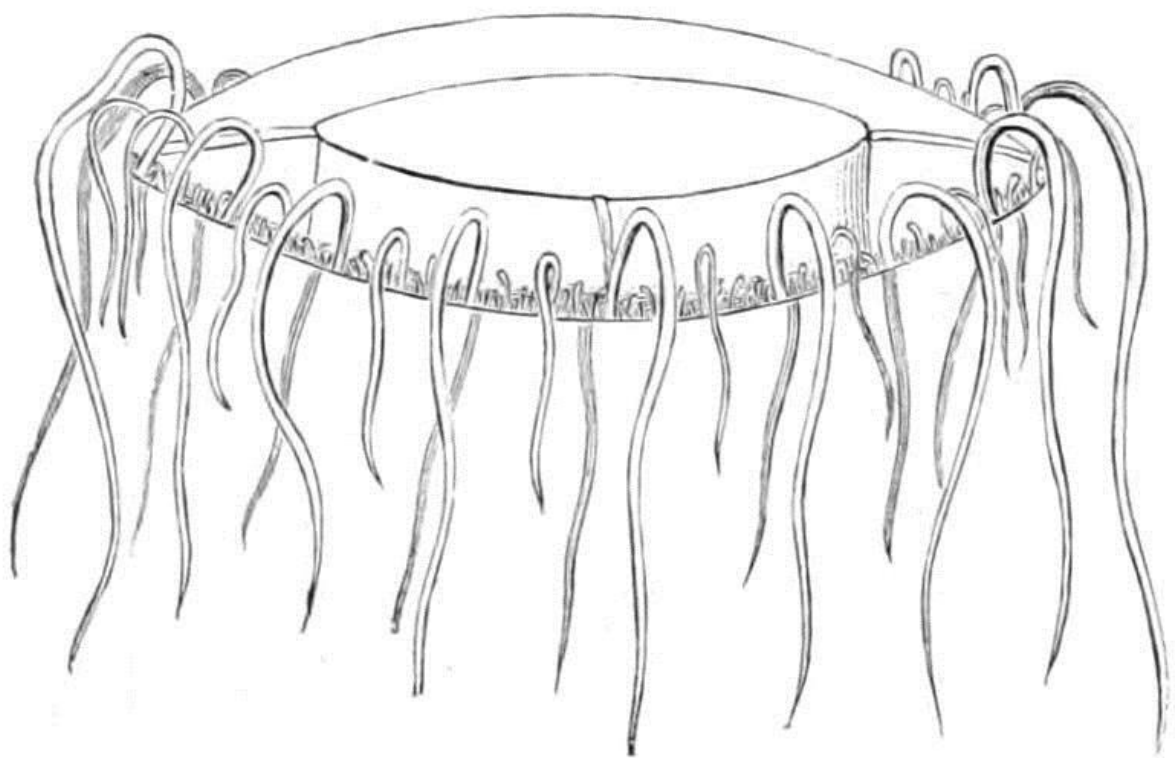
[back](#)



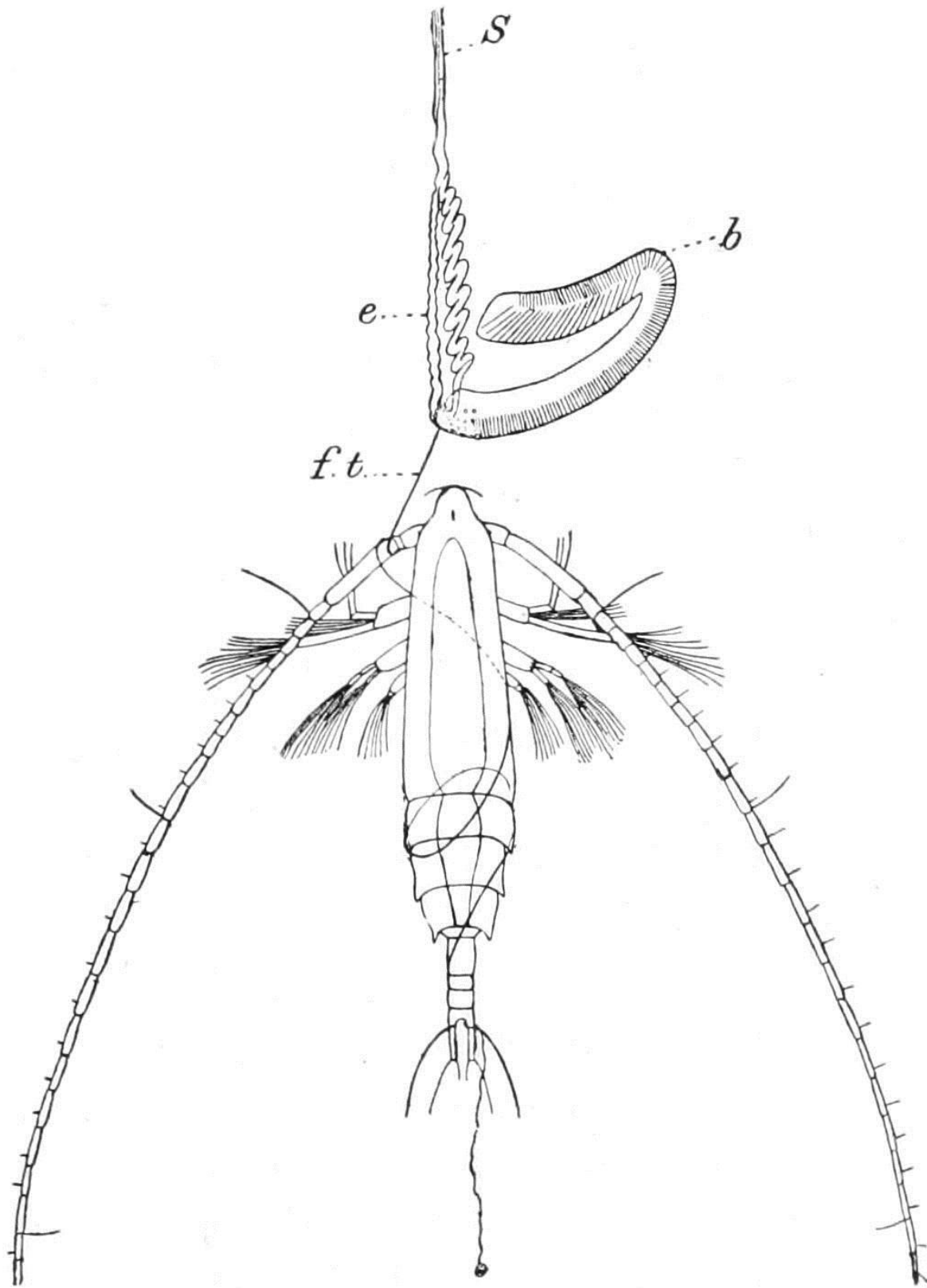
[back](#)



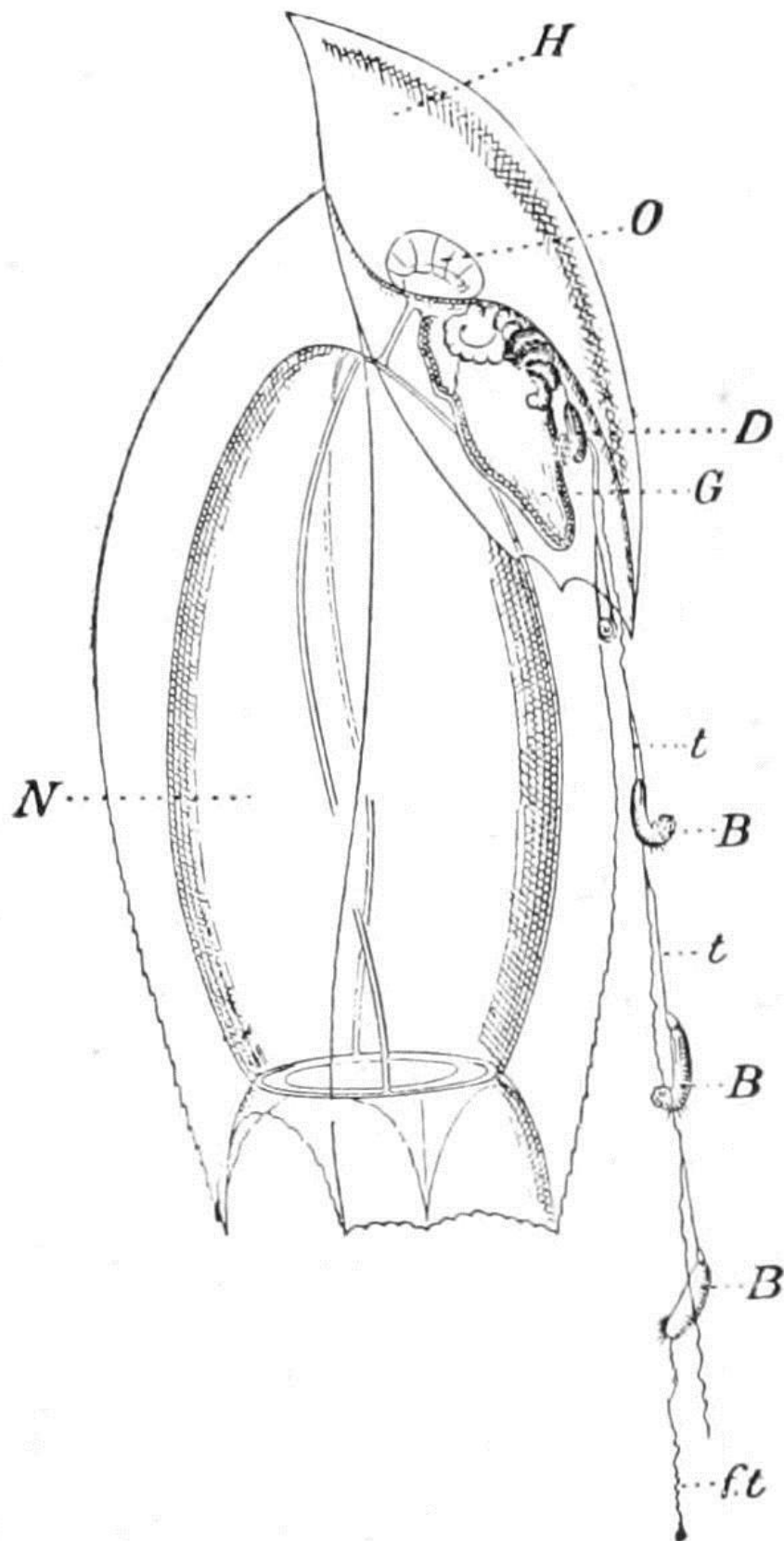
[back](#)



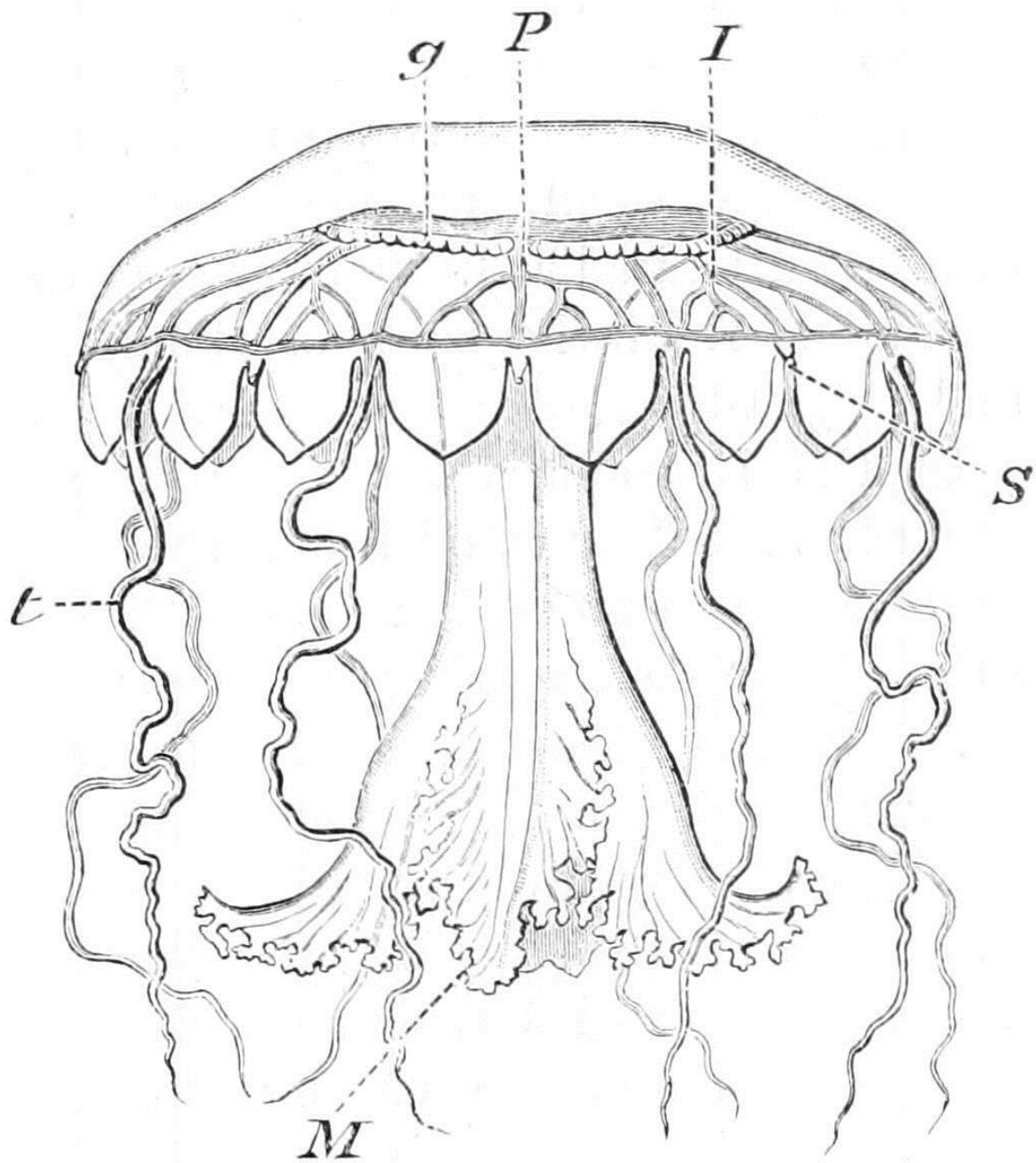
[back](#)



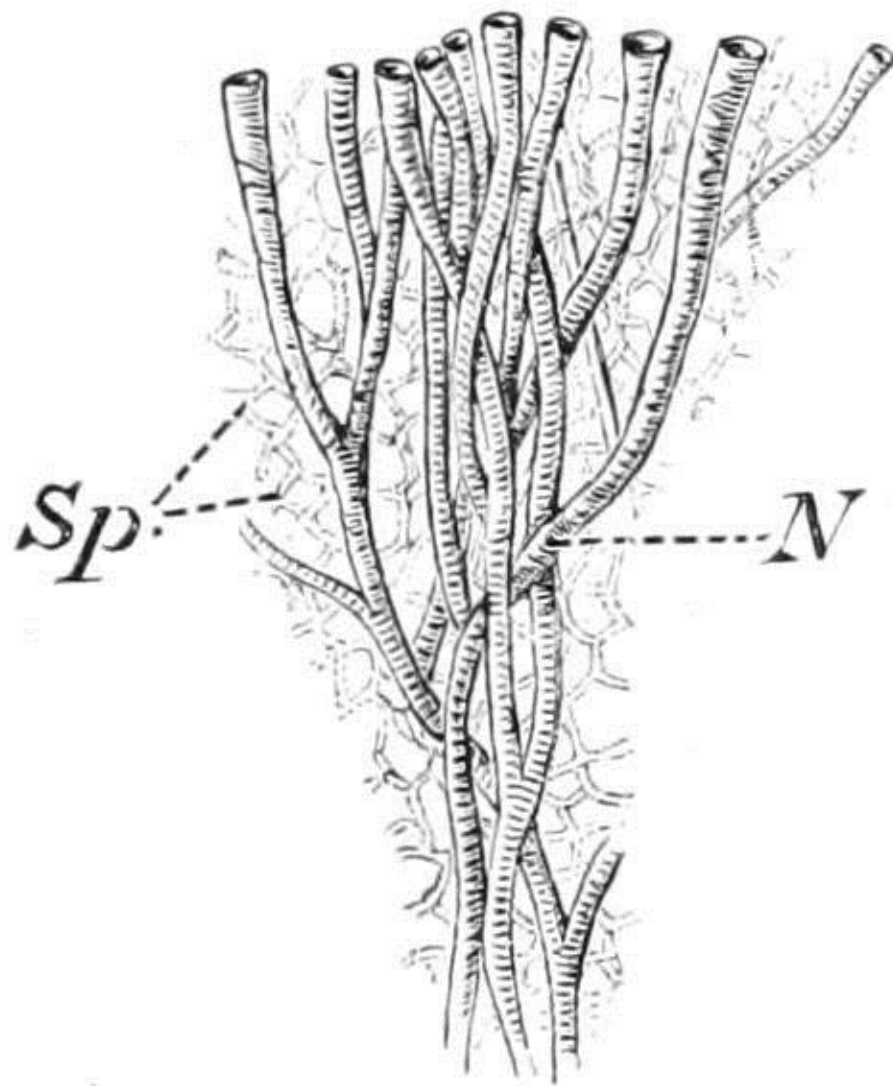
[back](#)



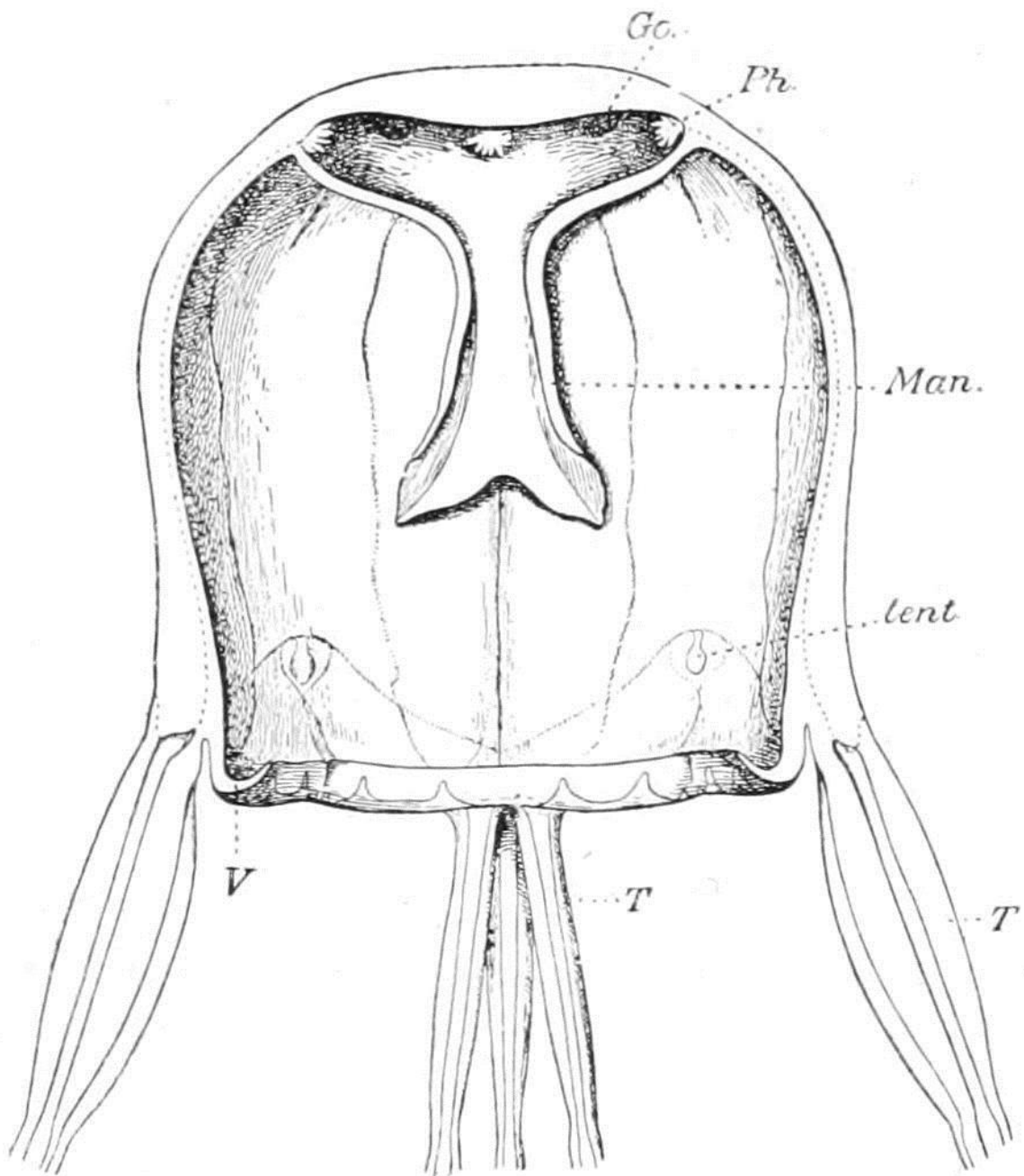
[back](#)



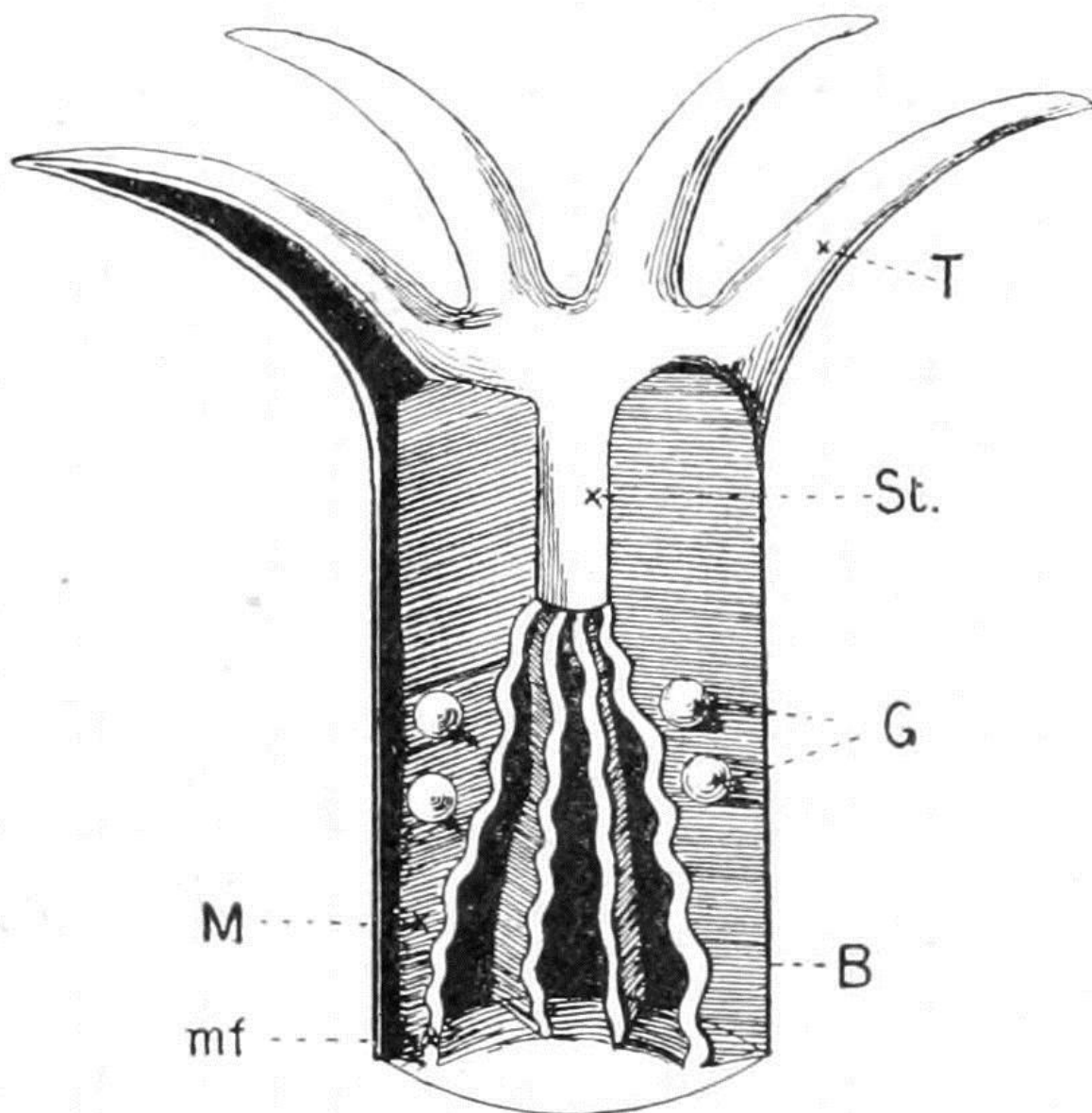
[back](#)



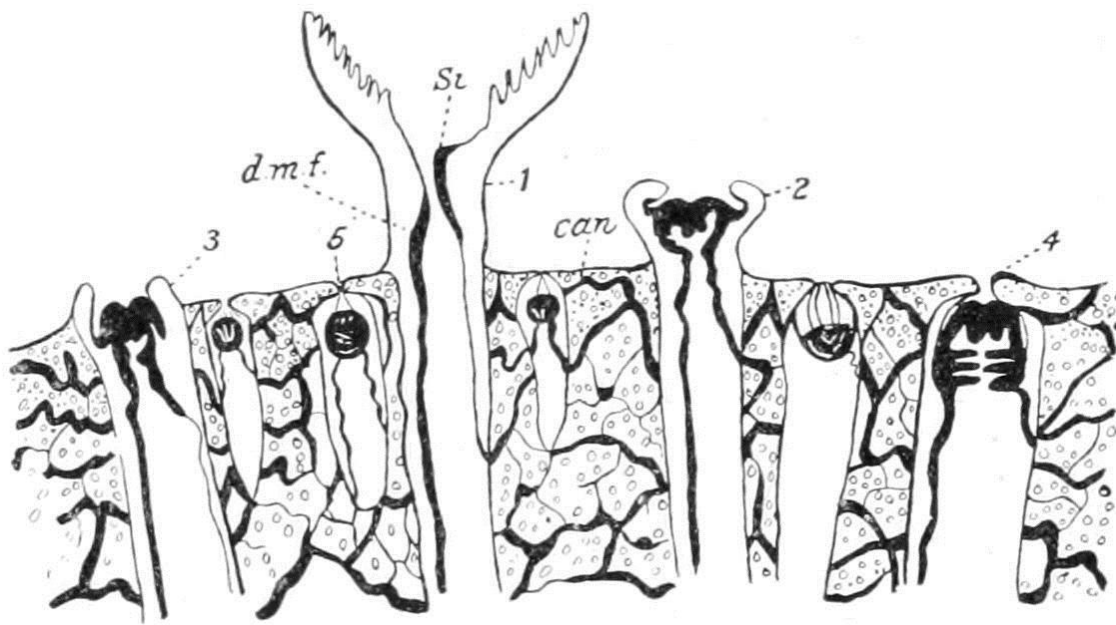
[back](#)



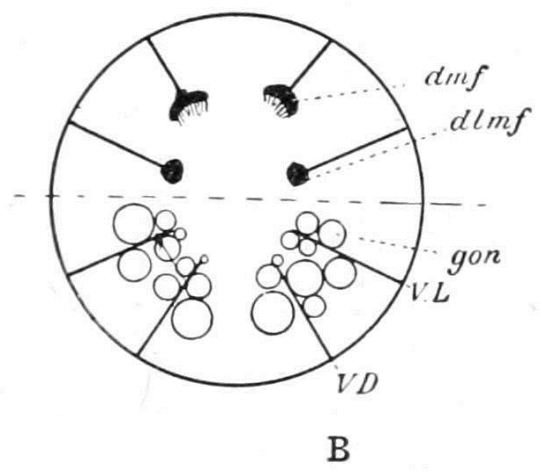
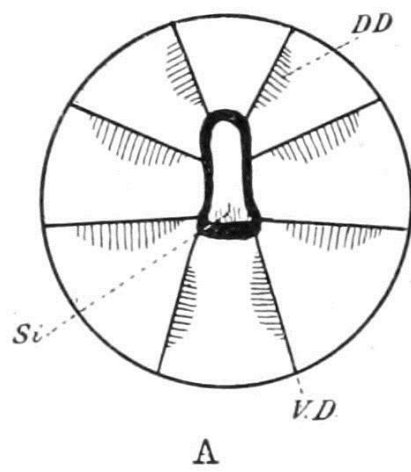
[back](#)



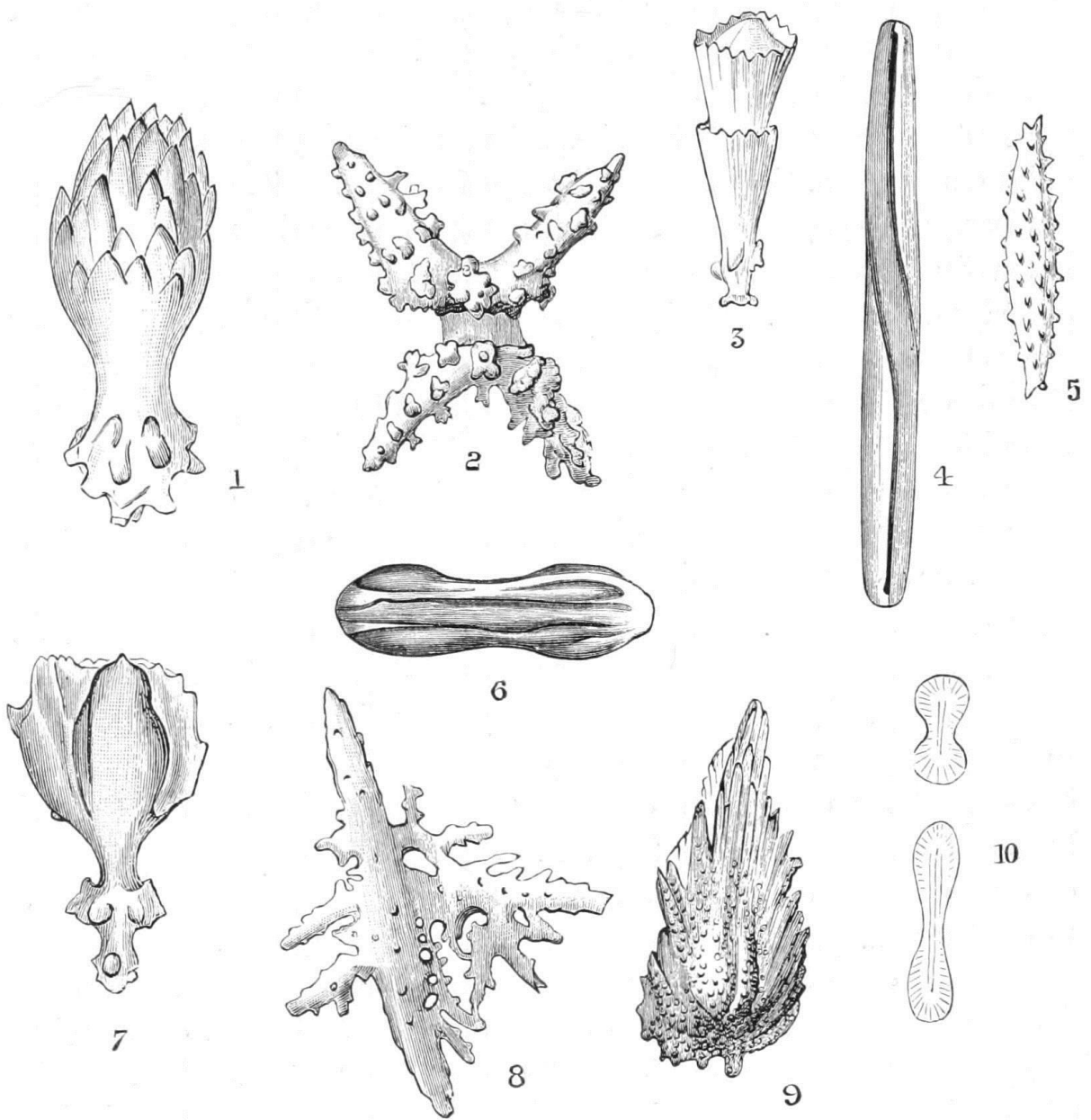
[back](#)



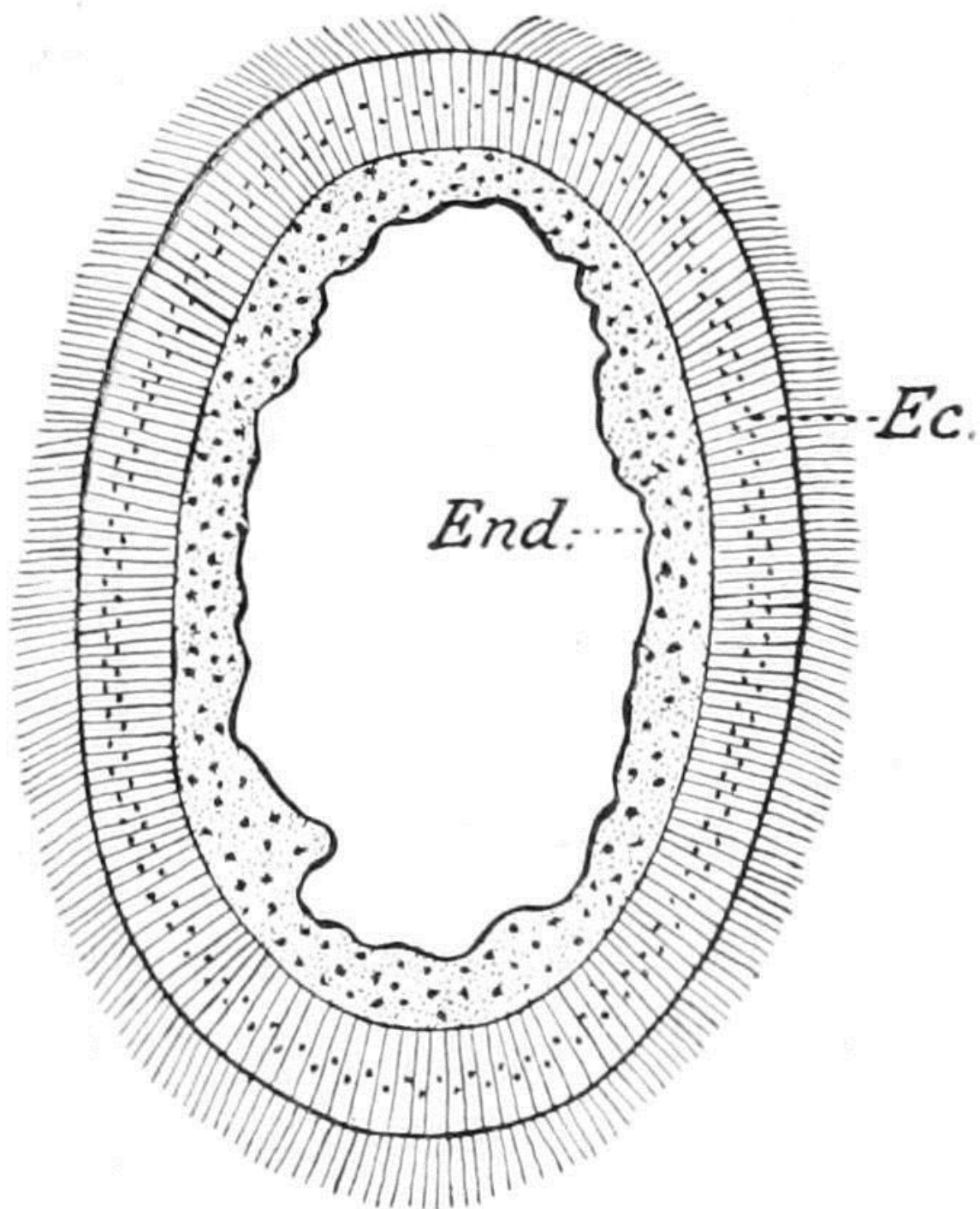
[back](#)



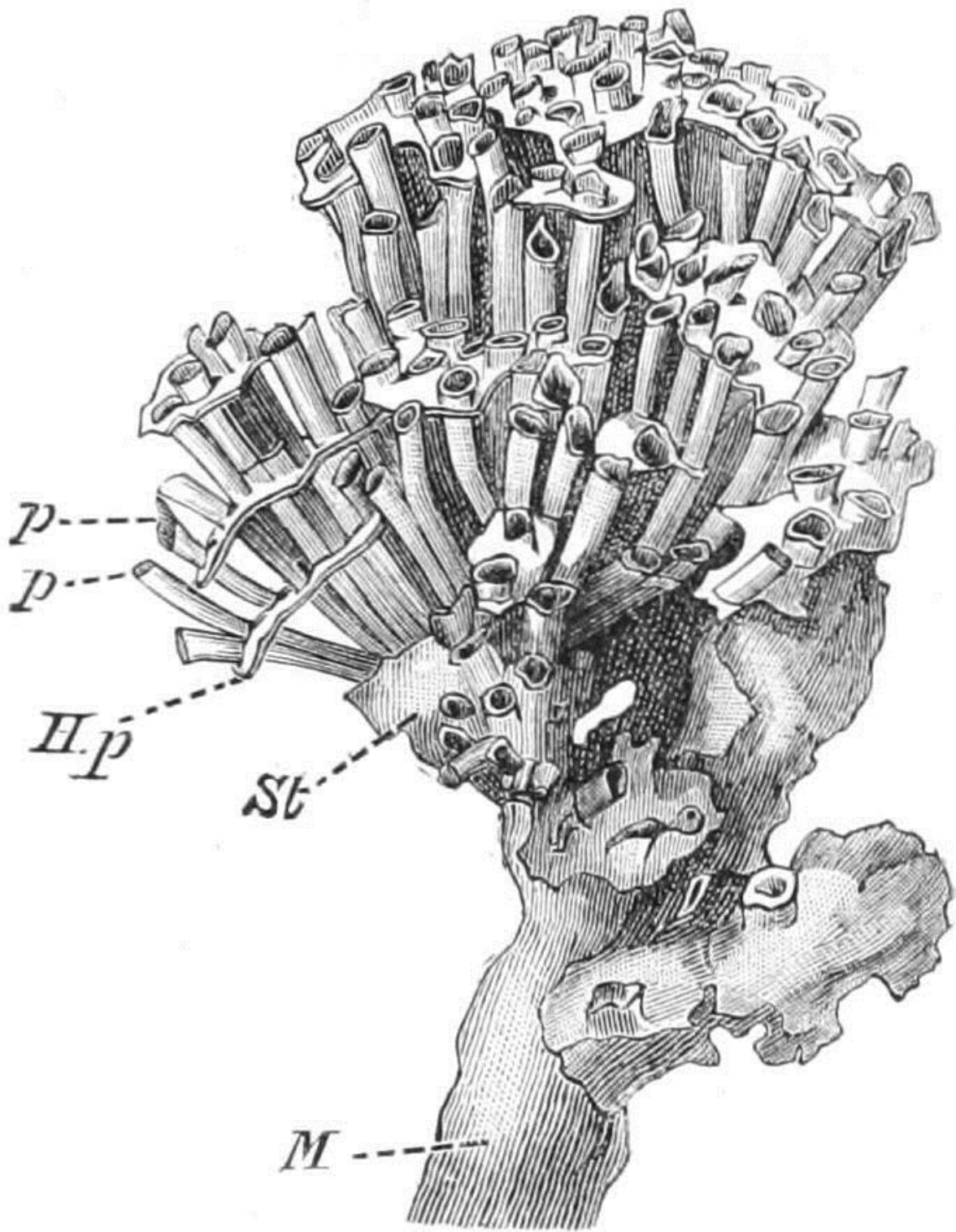
[back](#)



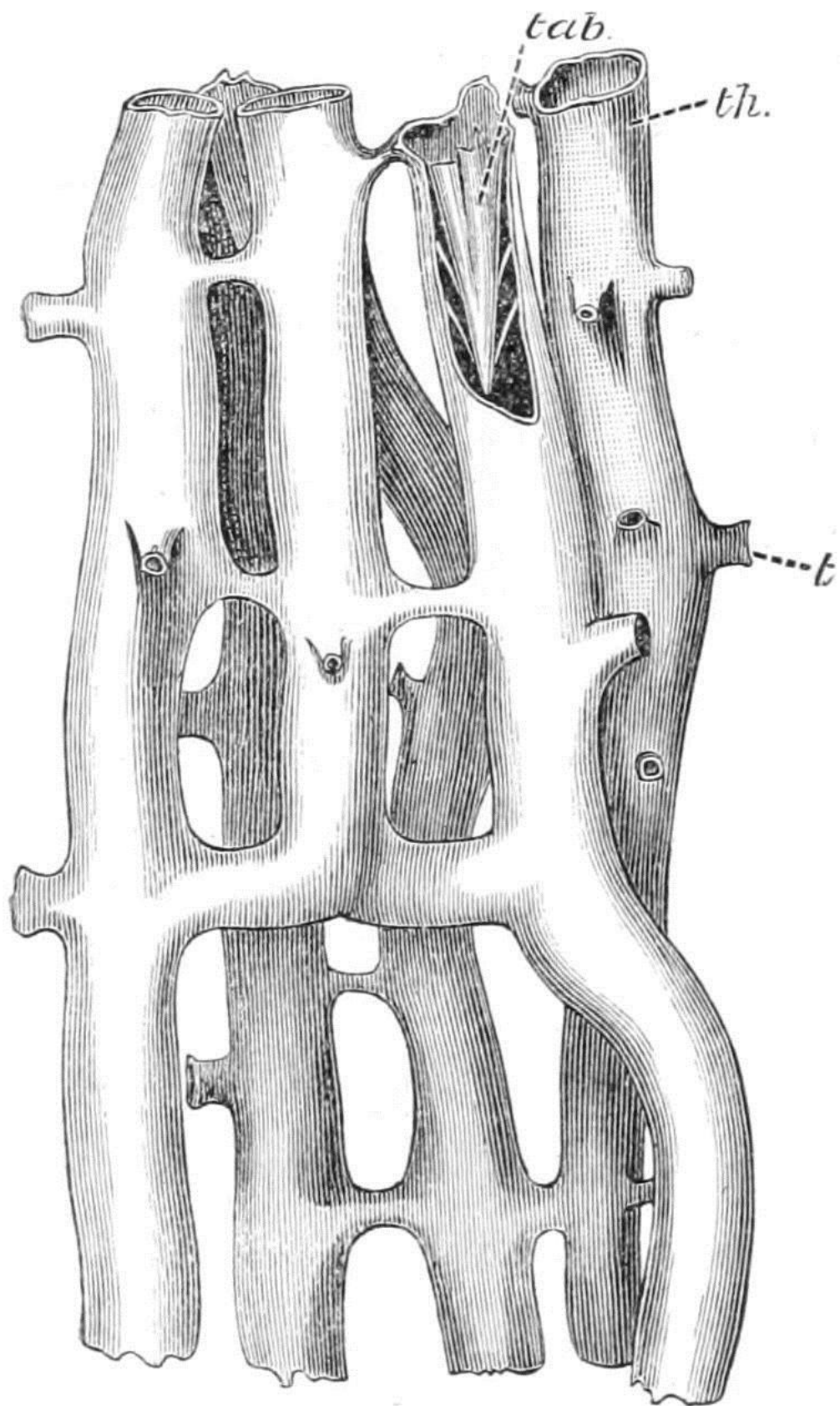
[back](#)



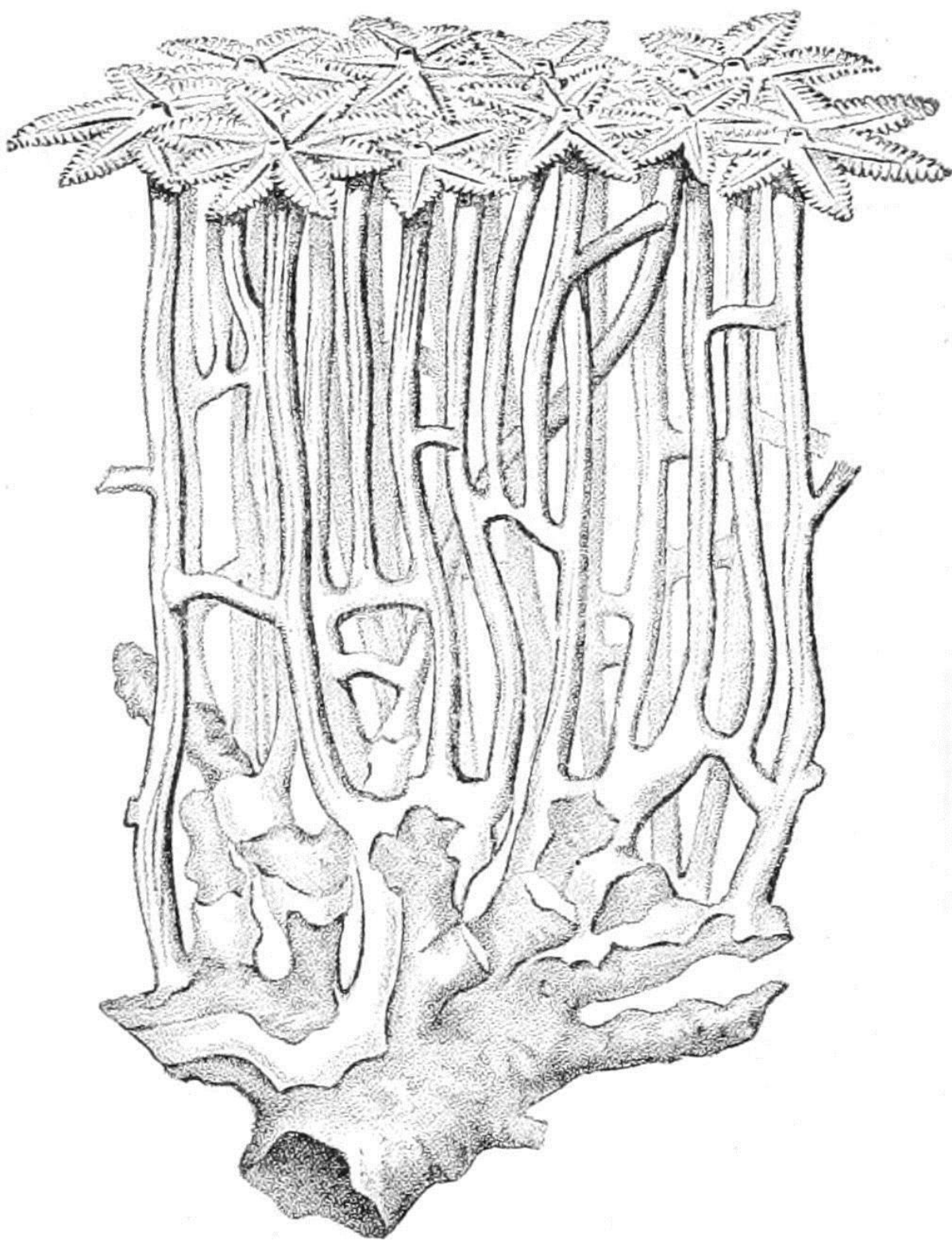
[back](#)



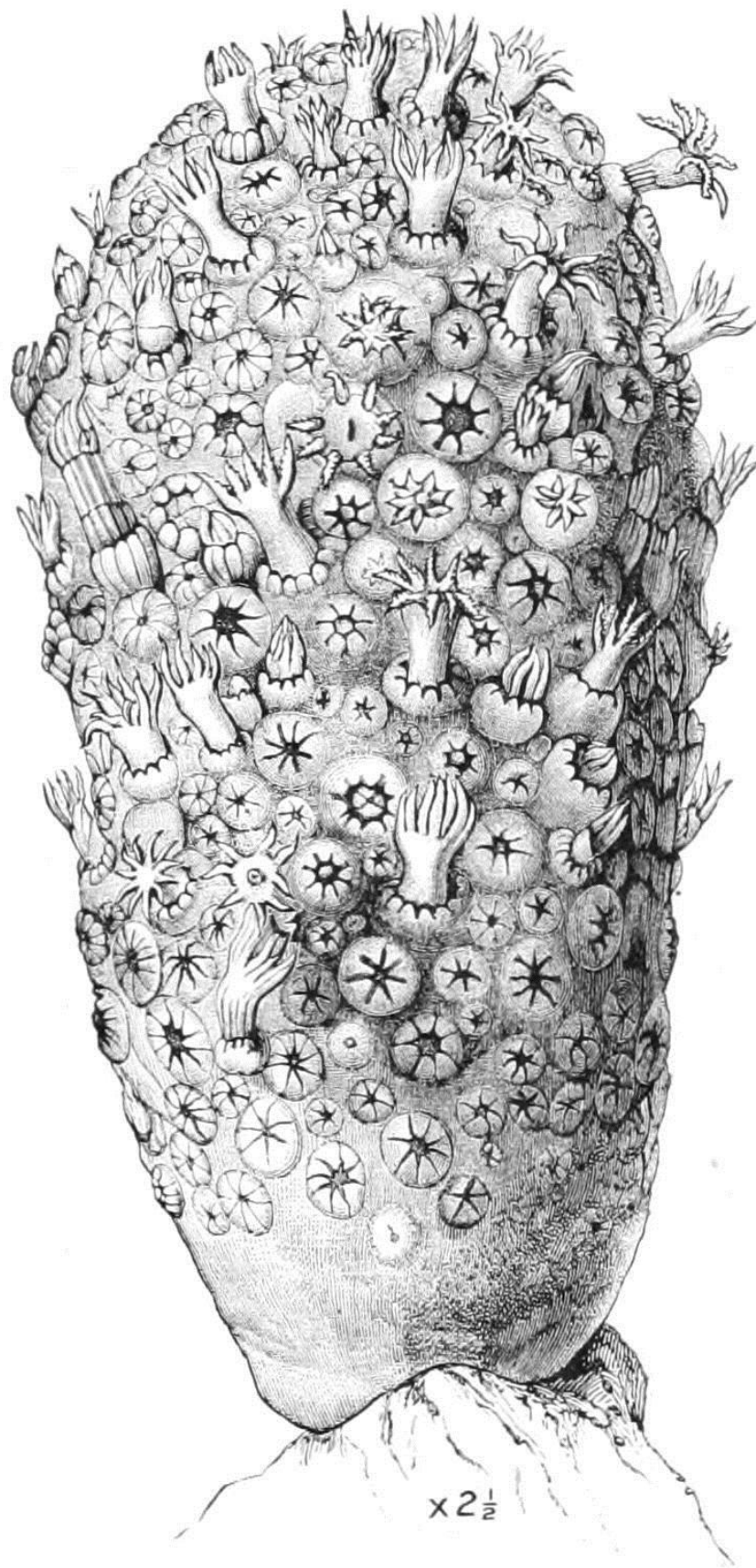
[back](#)



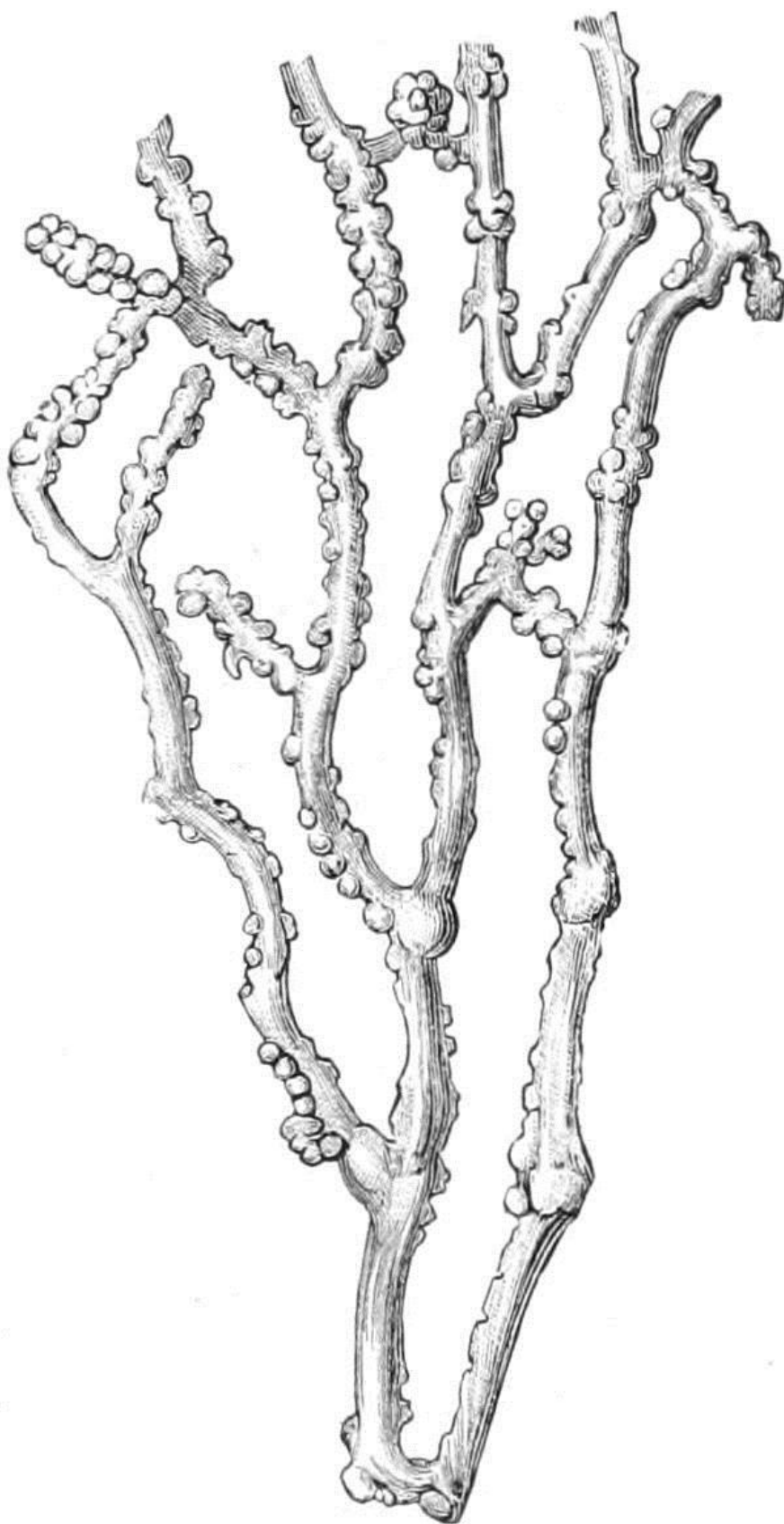
[back](#)



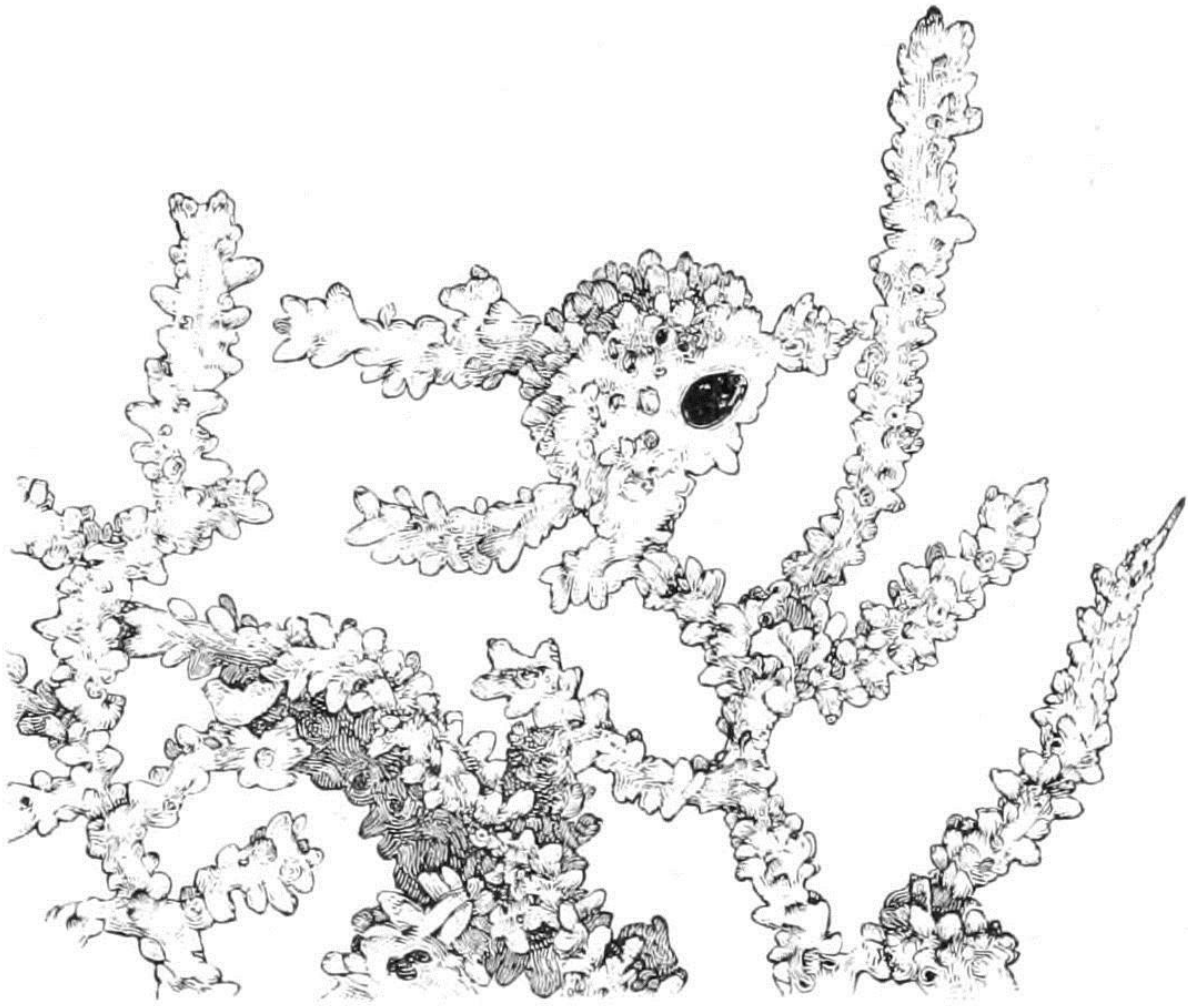
[back](#)



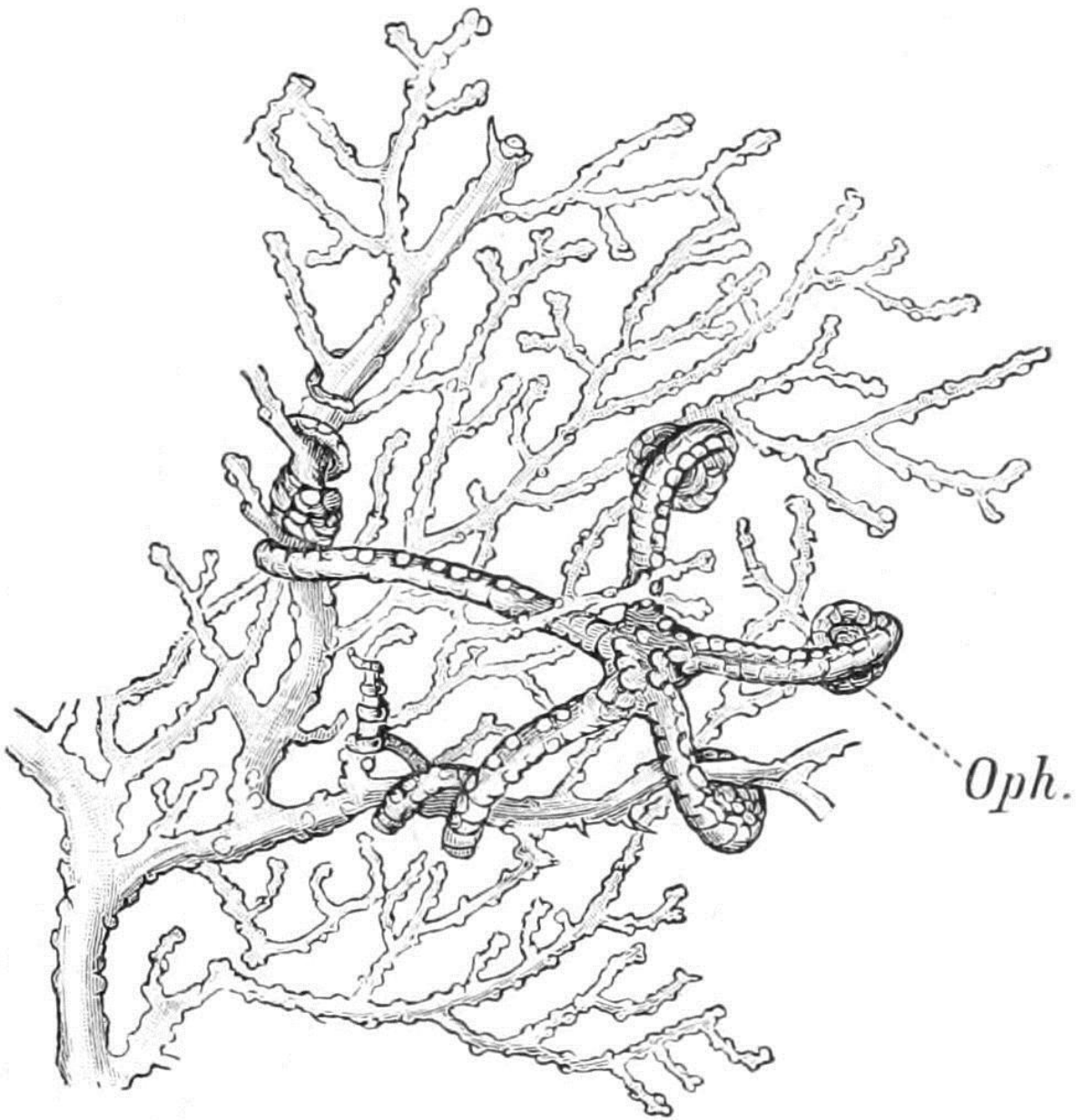
[back](#)



[back](#)

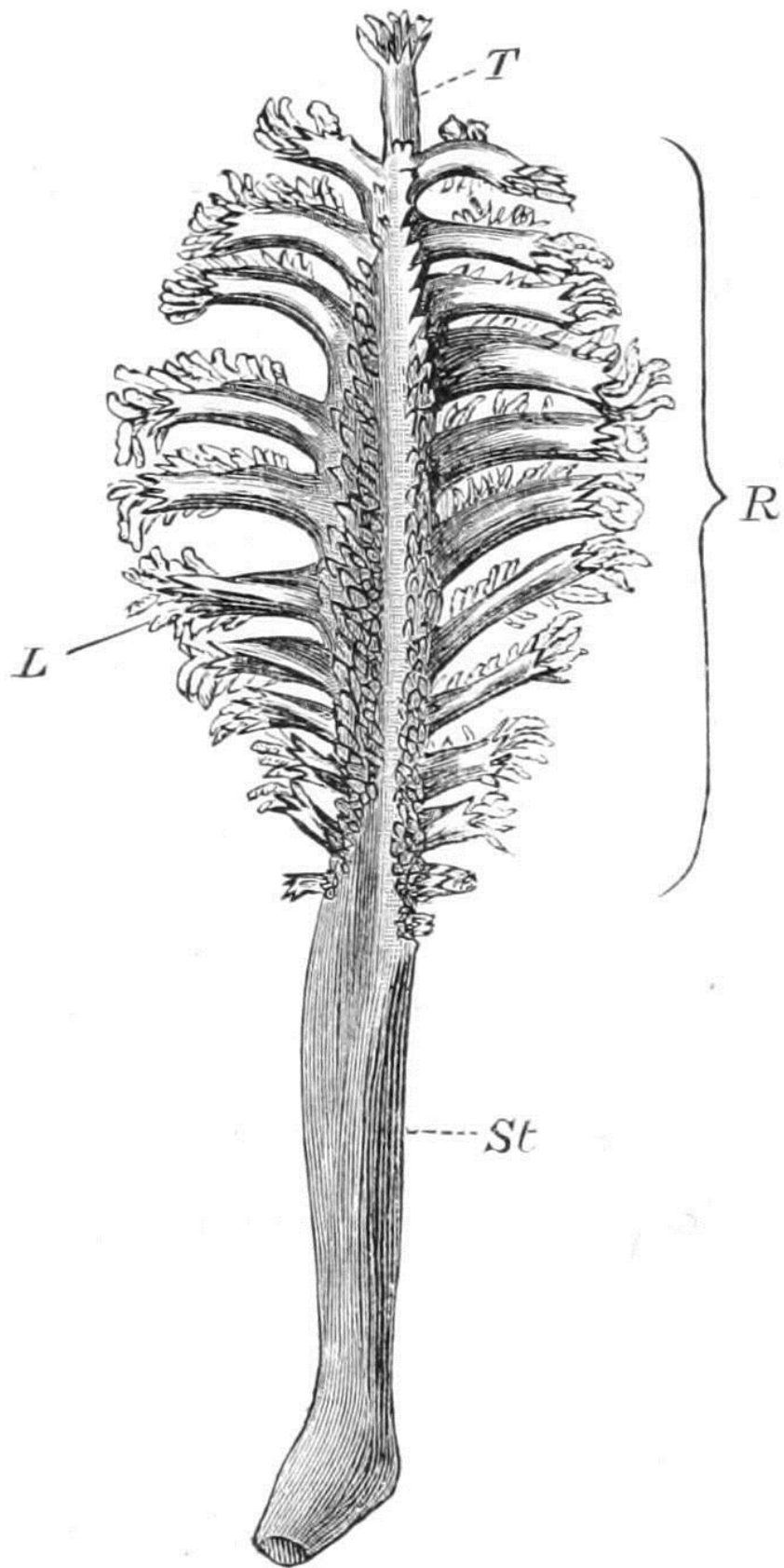


[back](#)

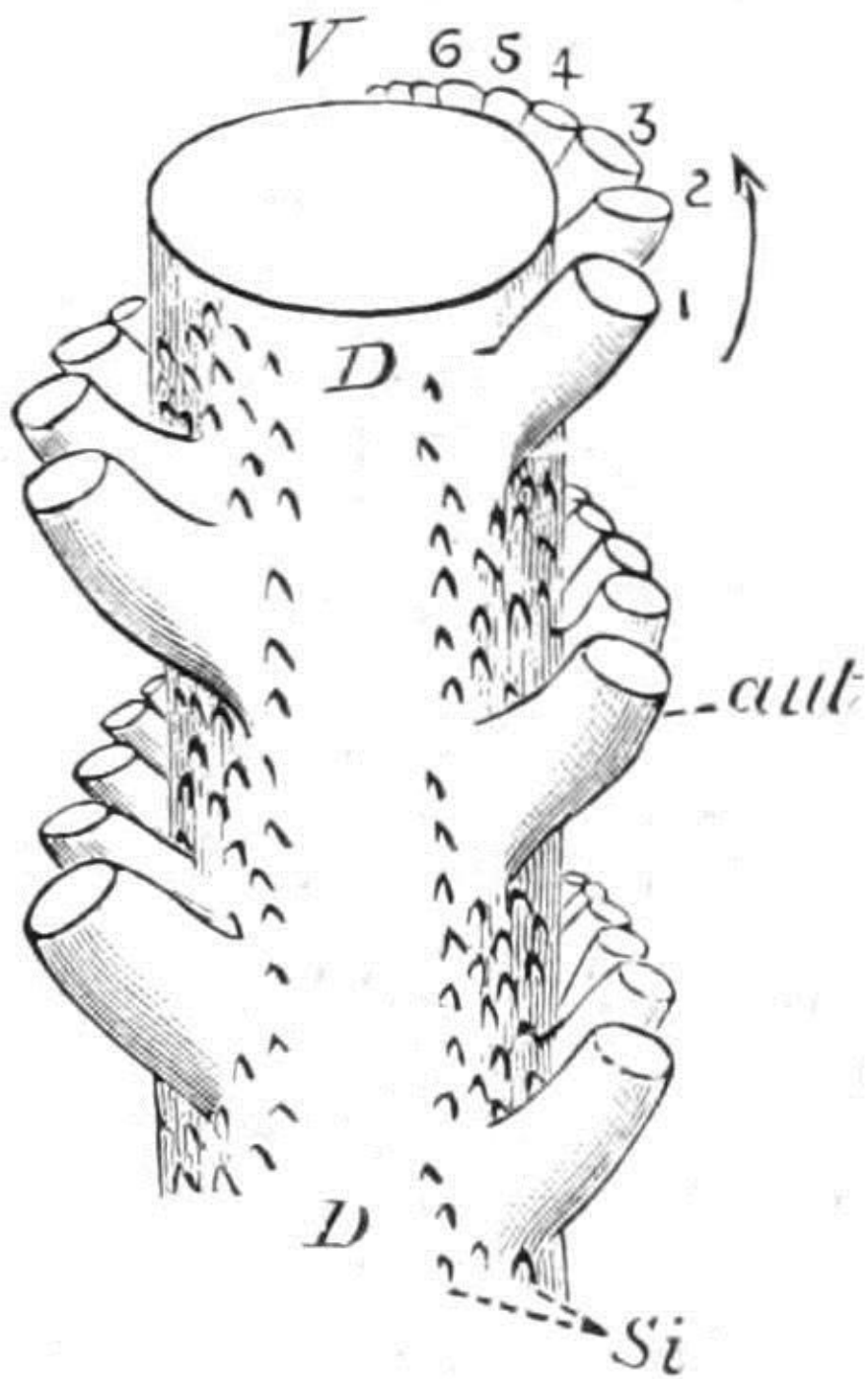


Oph.

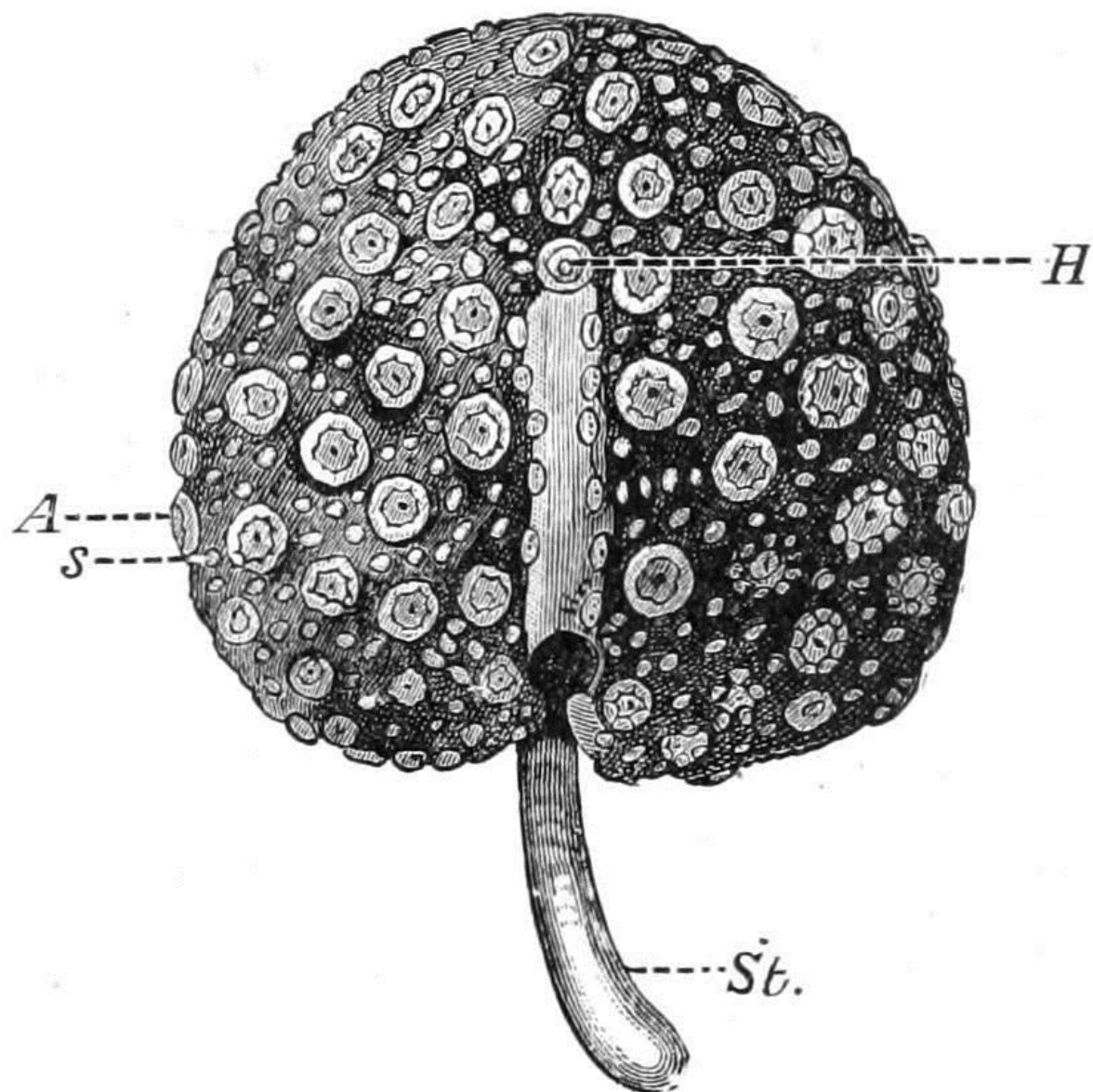
[back](#)



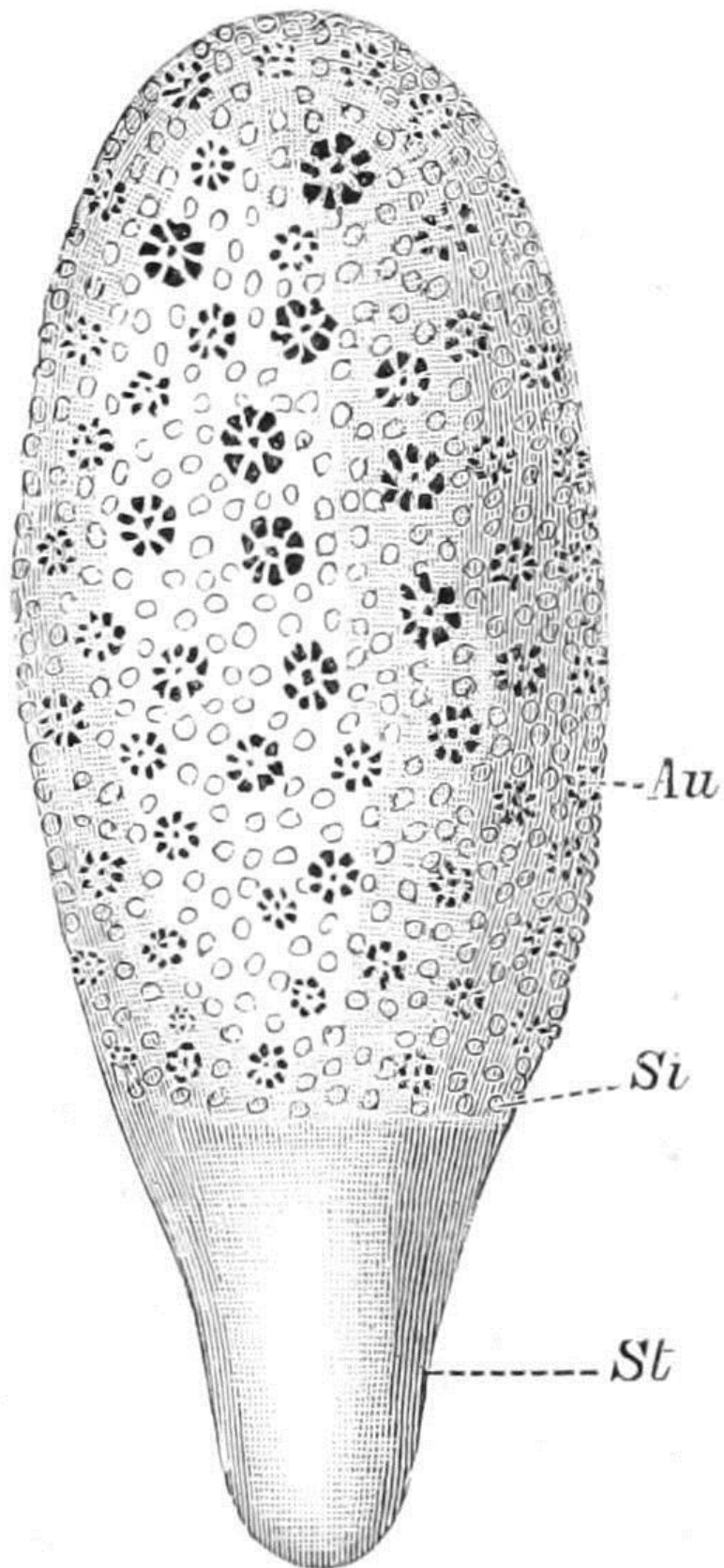
[back](#)



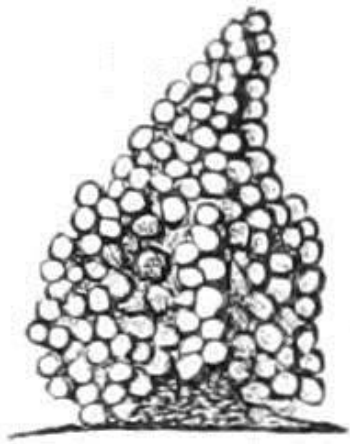
[back](#)



[back](#)



[back](#)



A



B

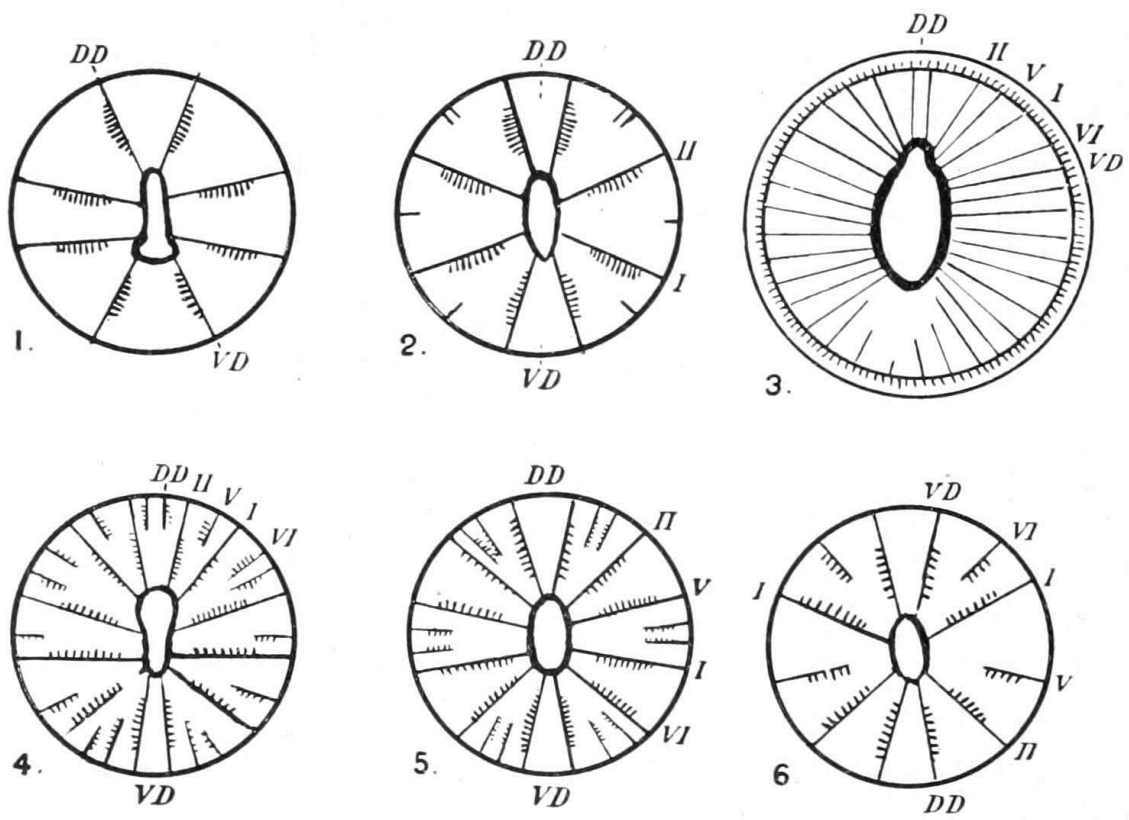


C

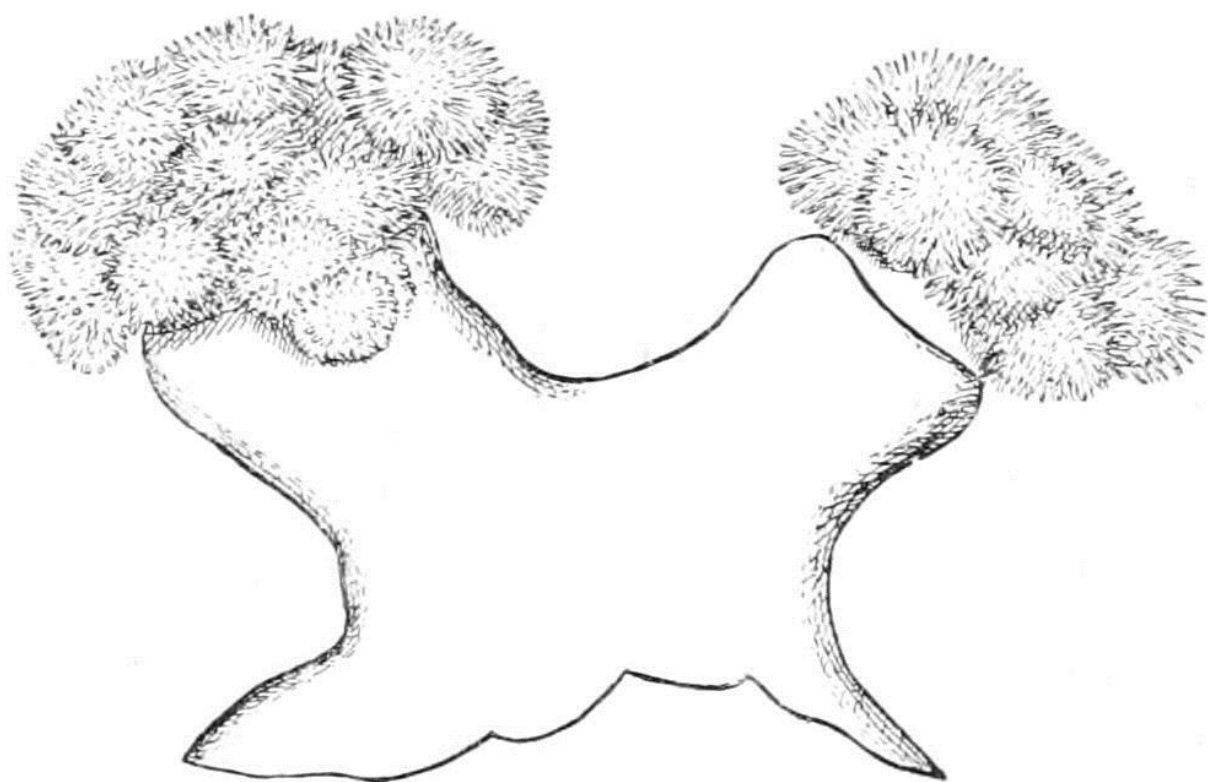


D

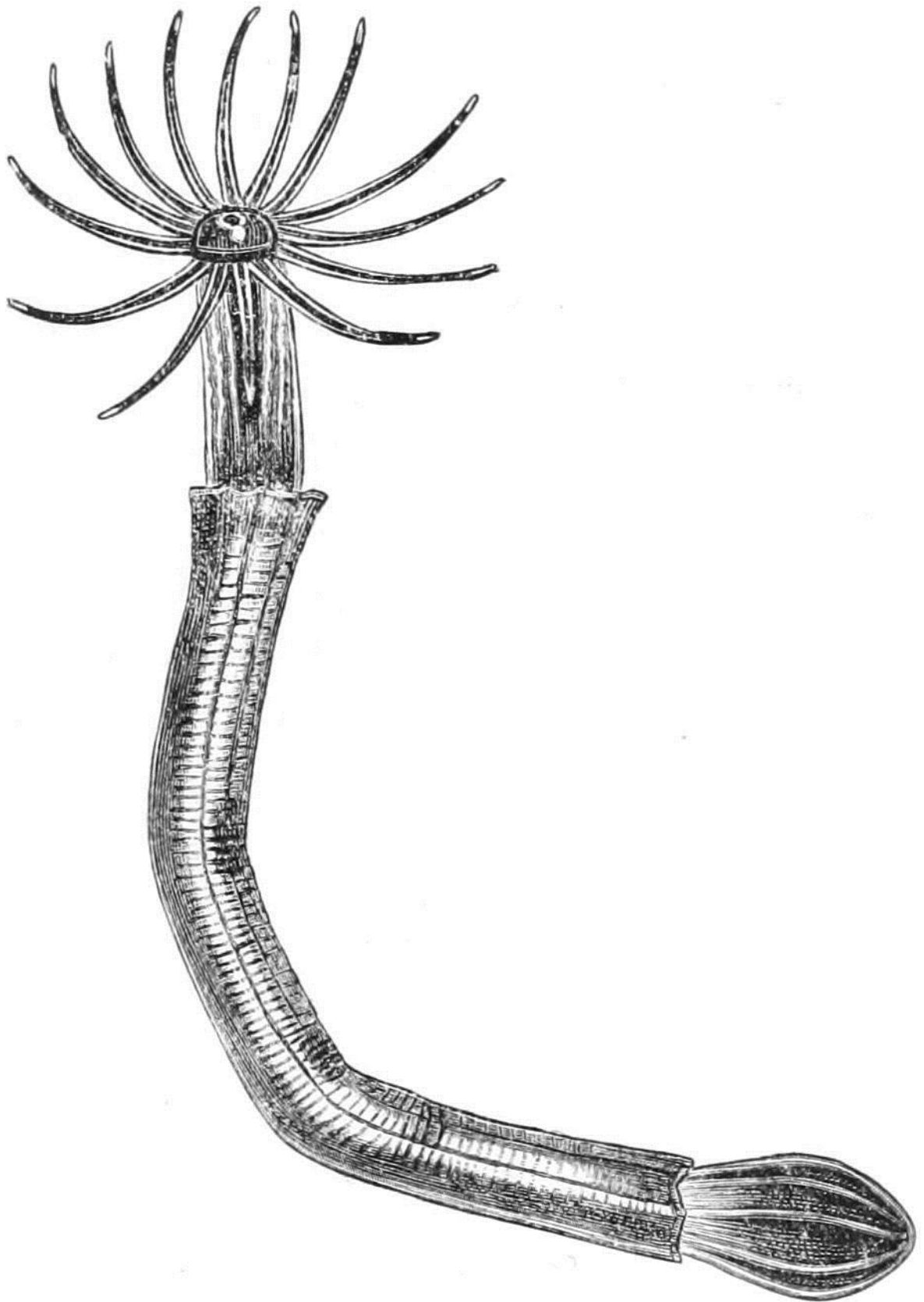
[back](#)



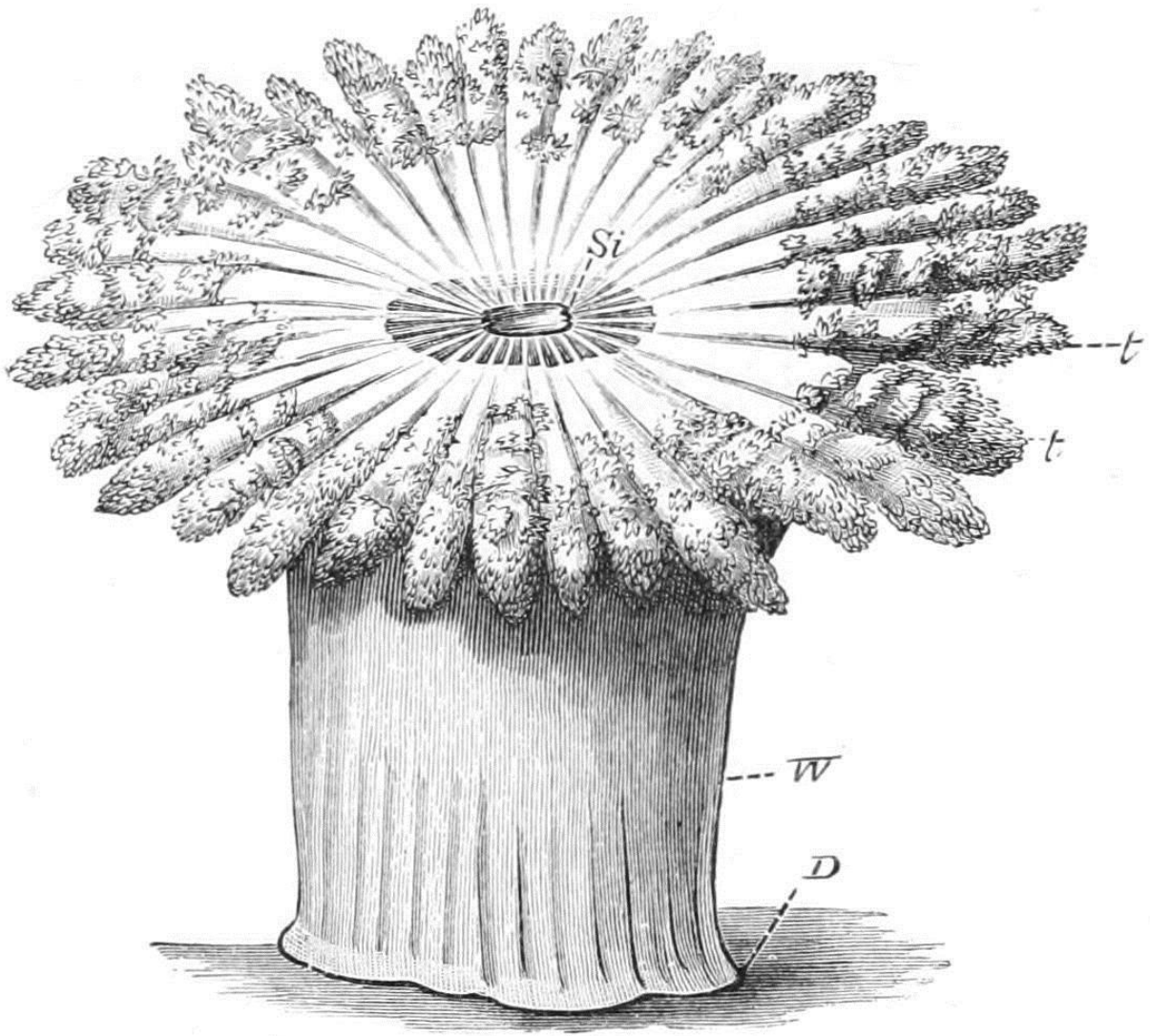
[back](#)



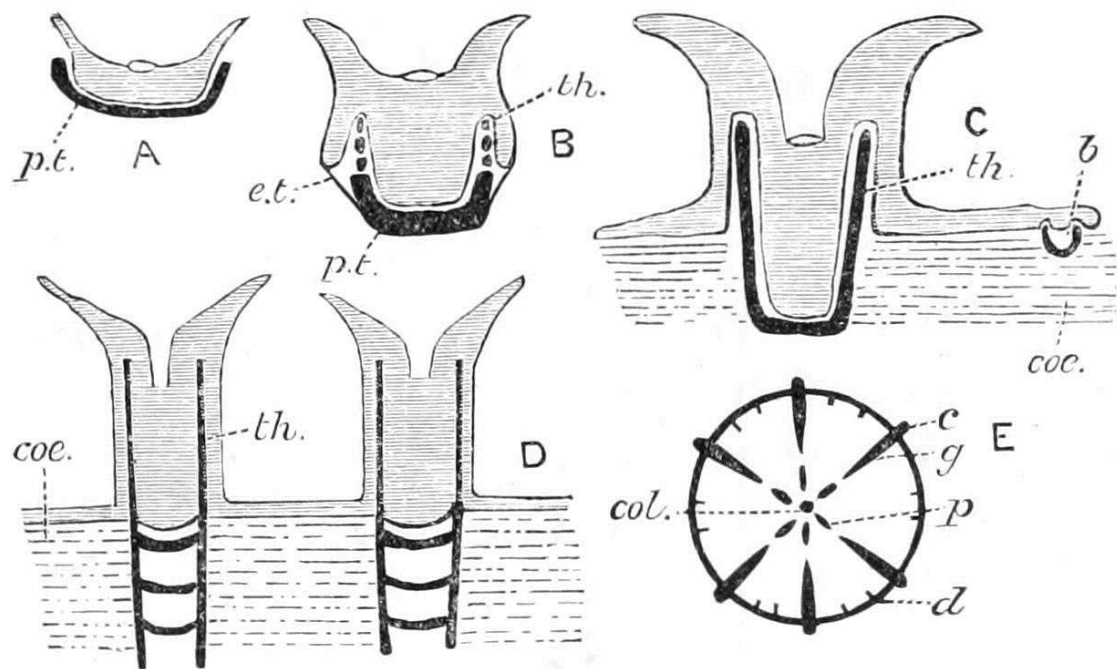
[back](#)



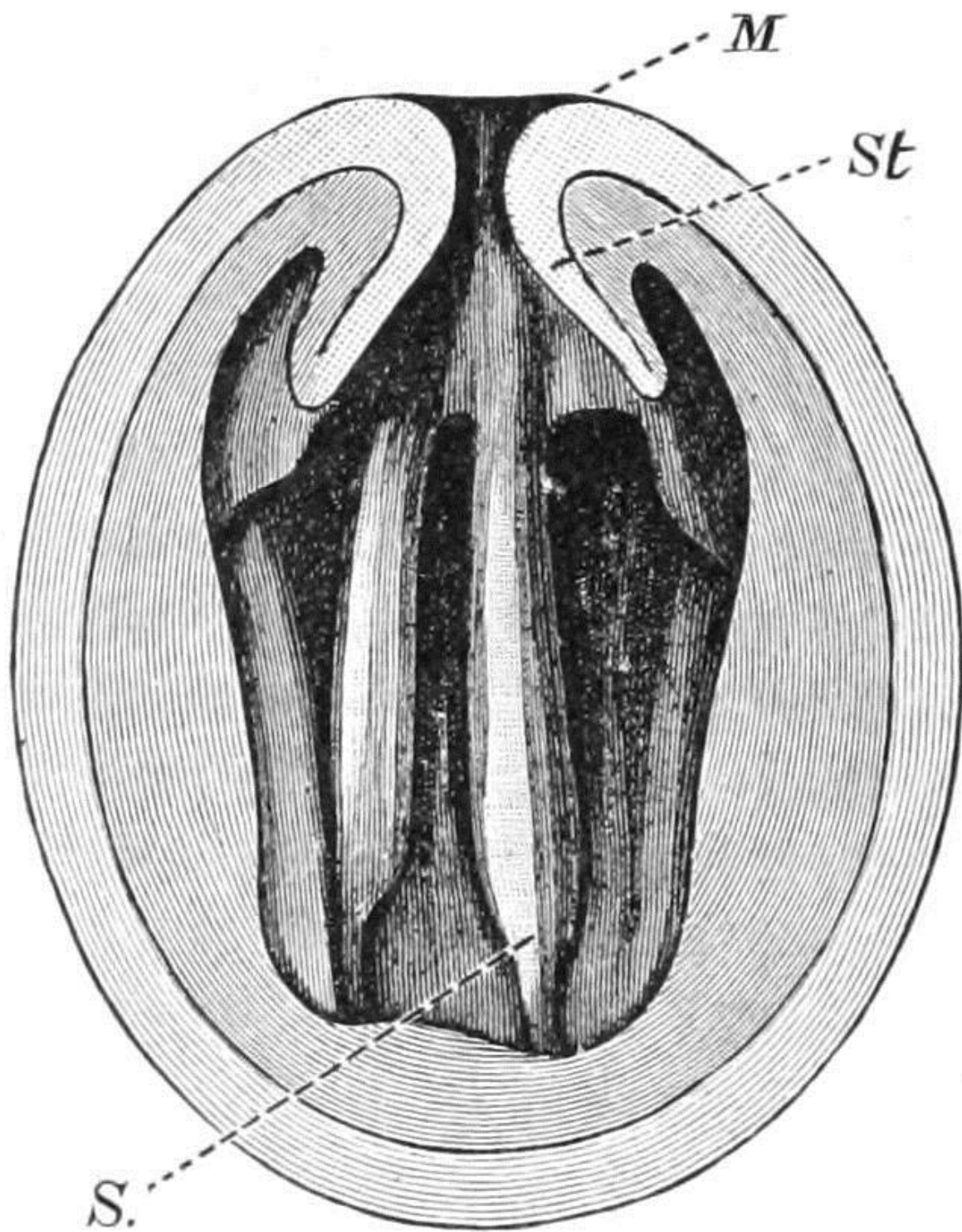
[back](#)



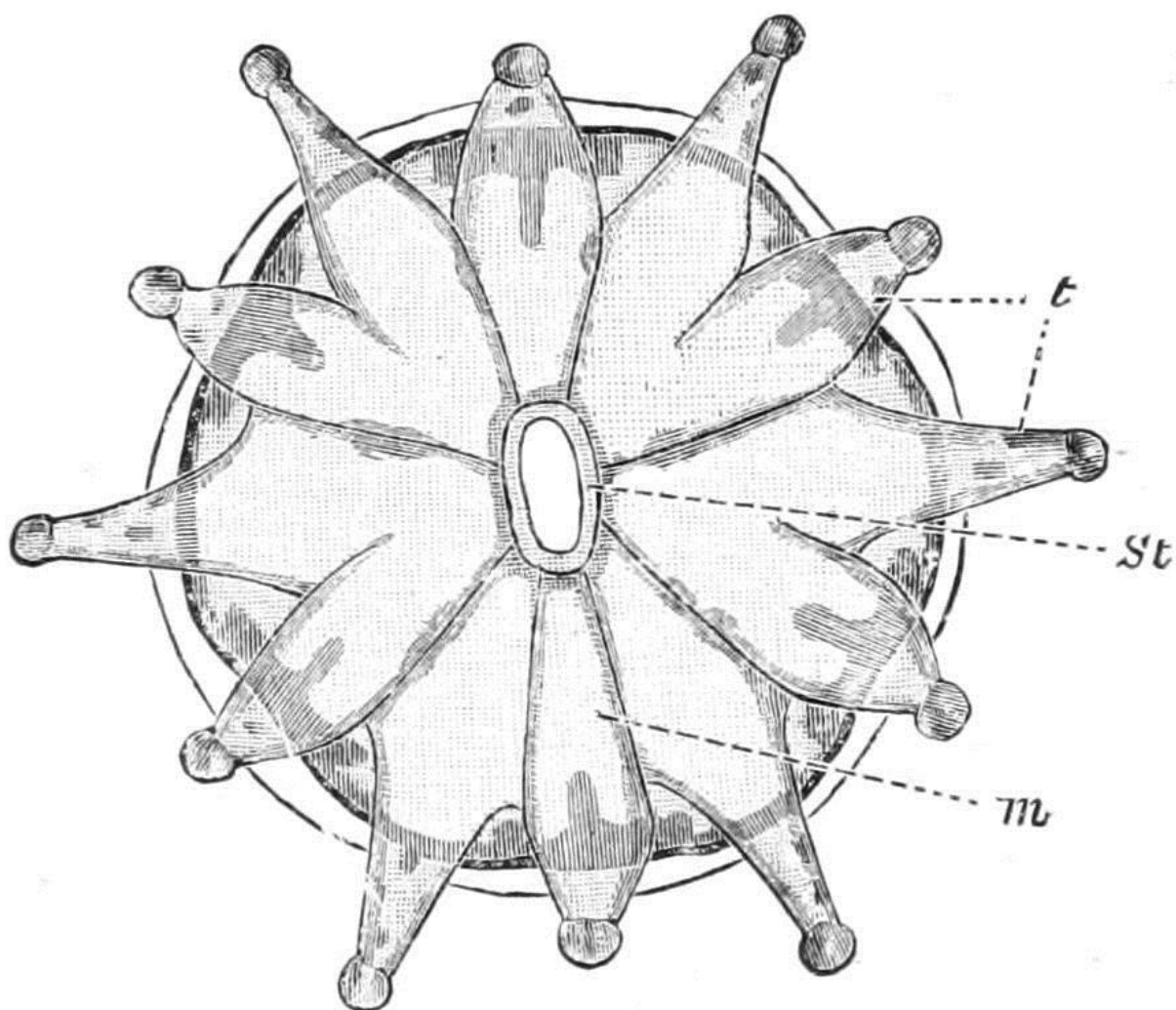
[back](#)



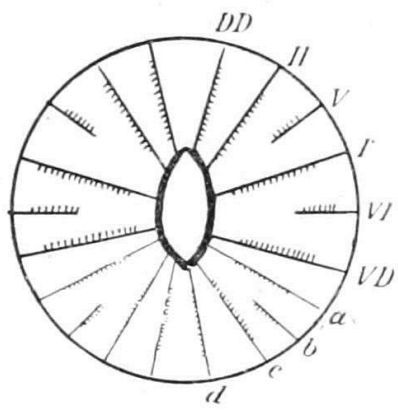
[back](#)



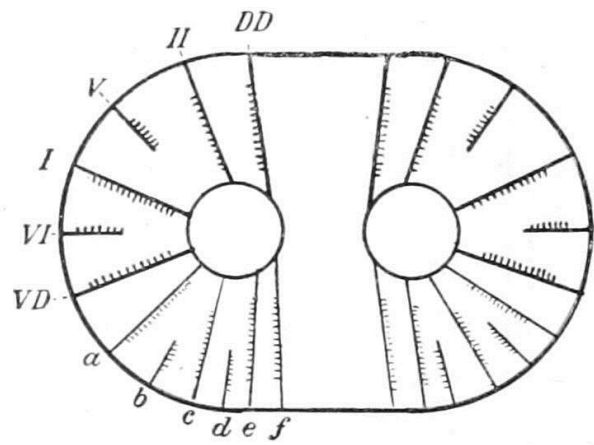
[back](#)



[back](#)

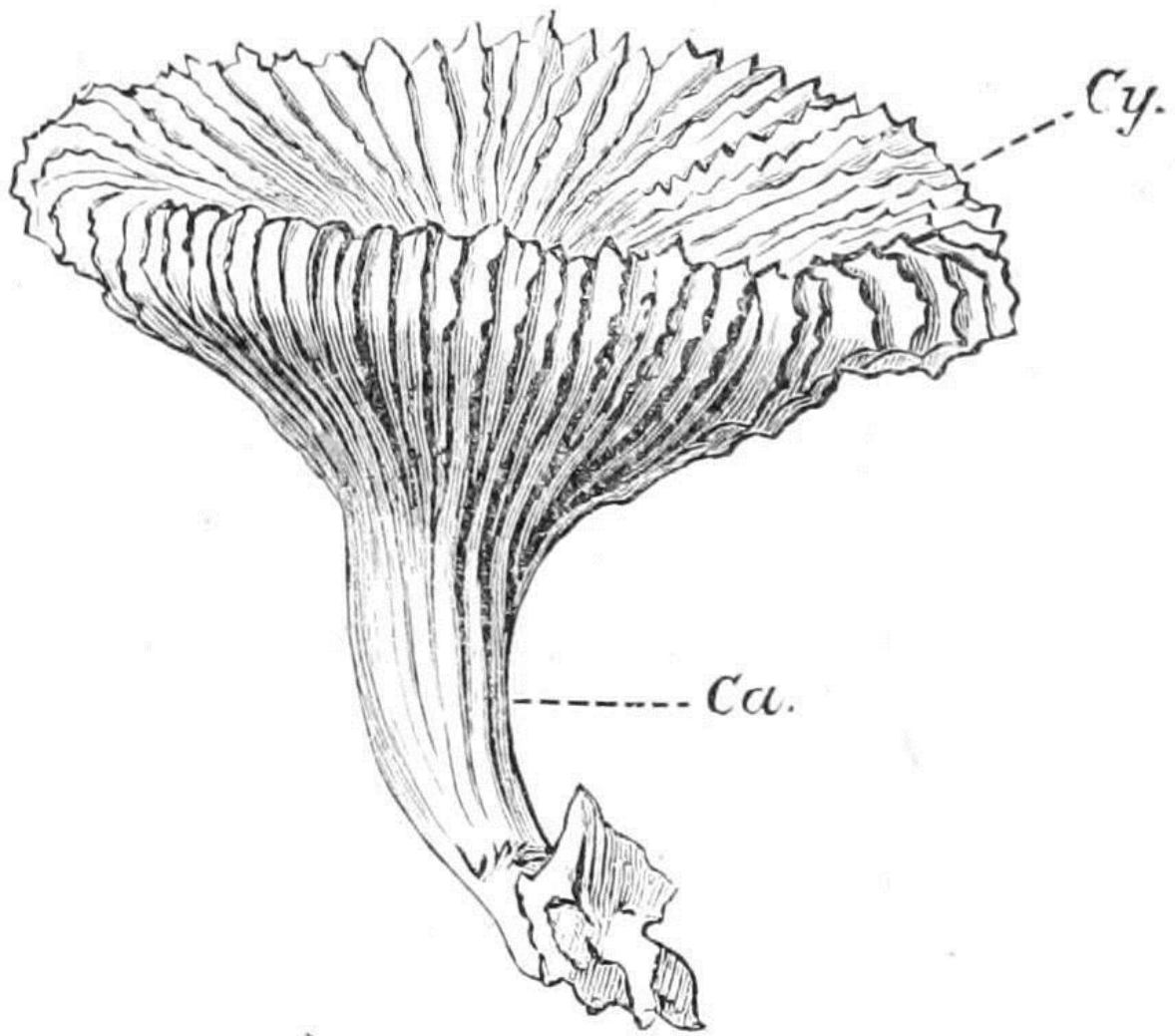


A

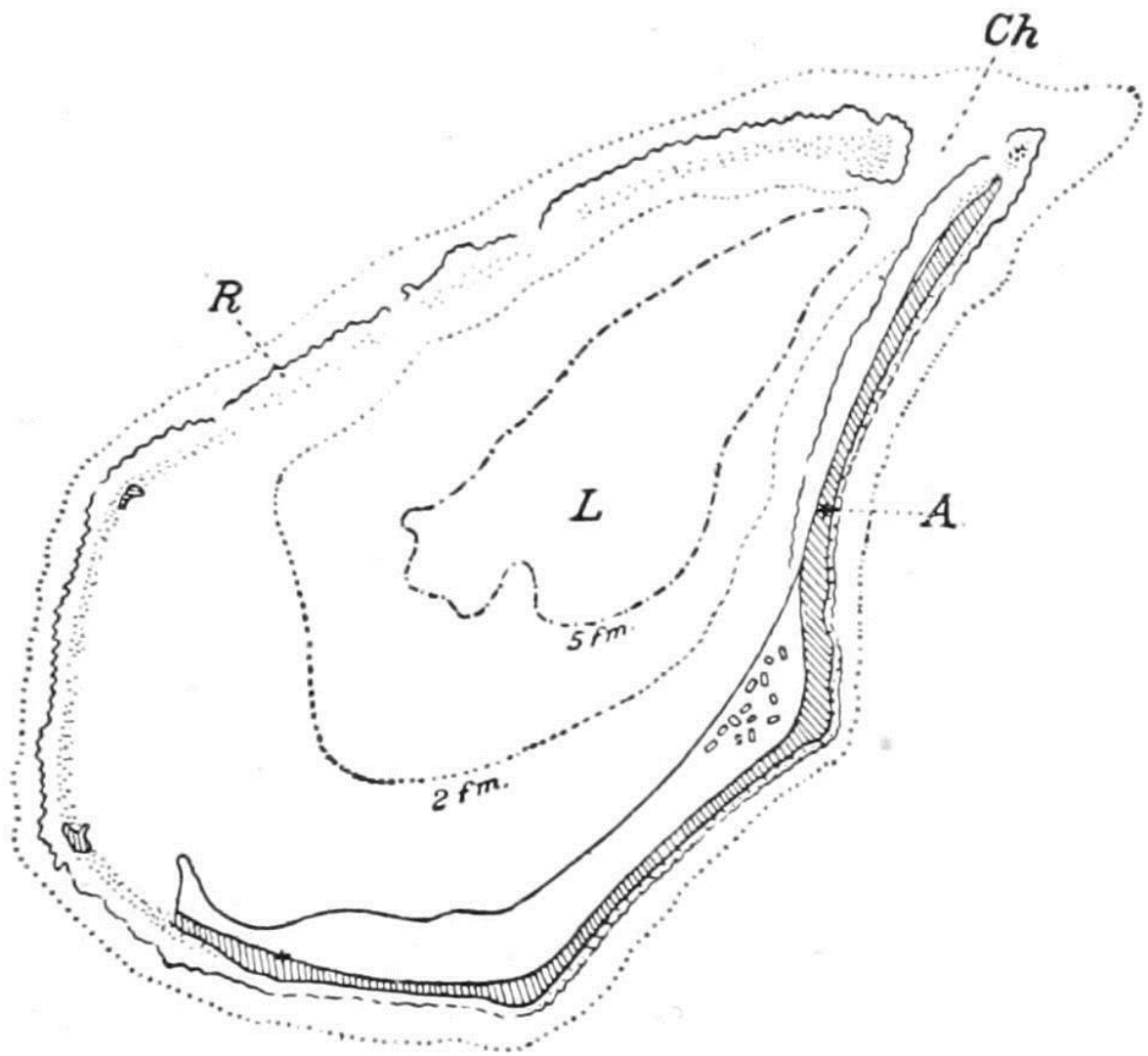


B

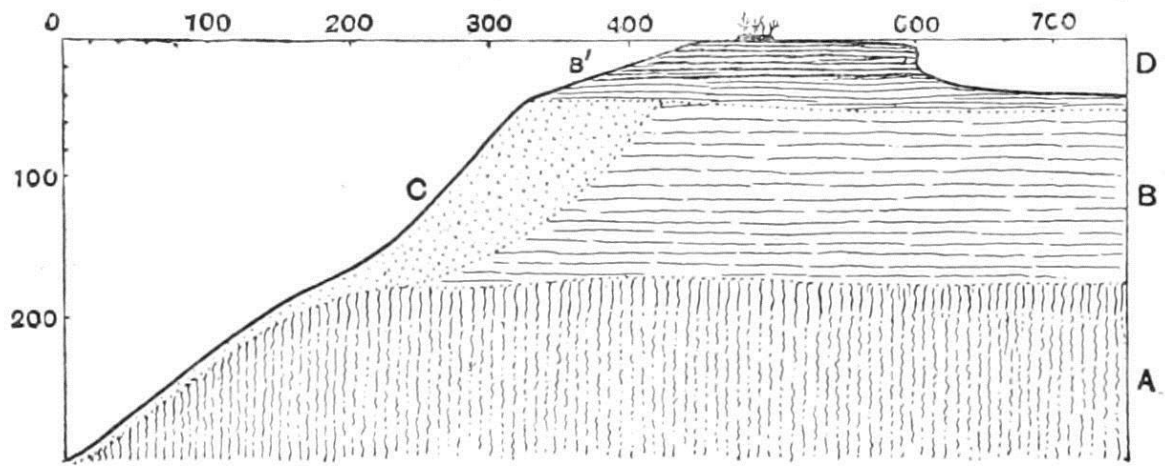
[back](#)



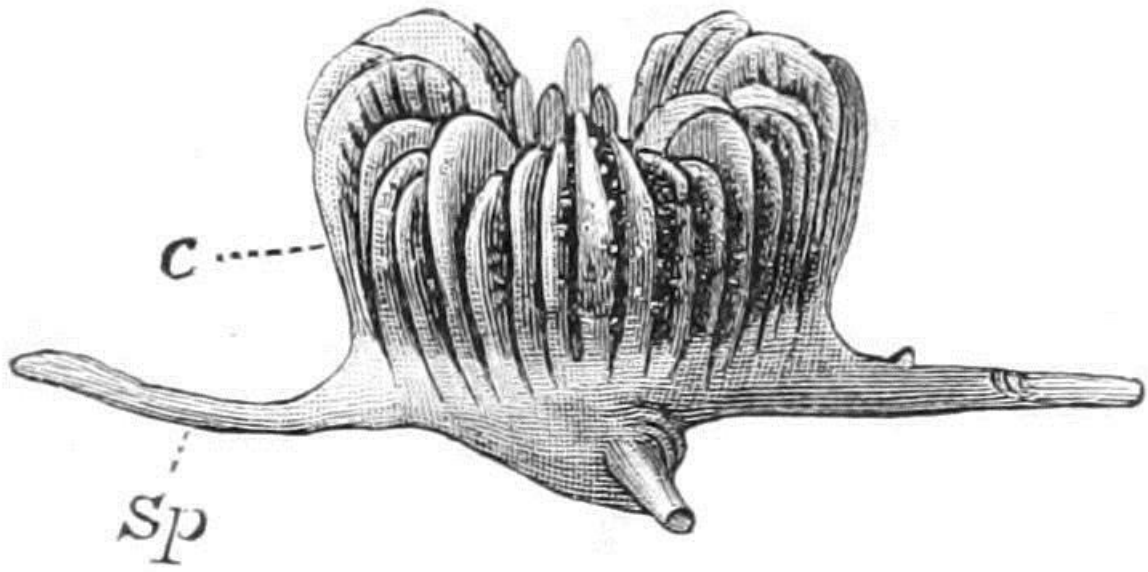
[back](#)



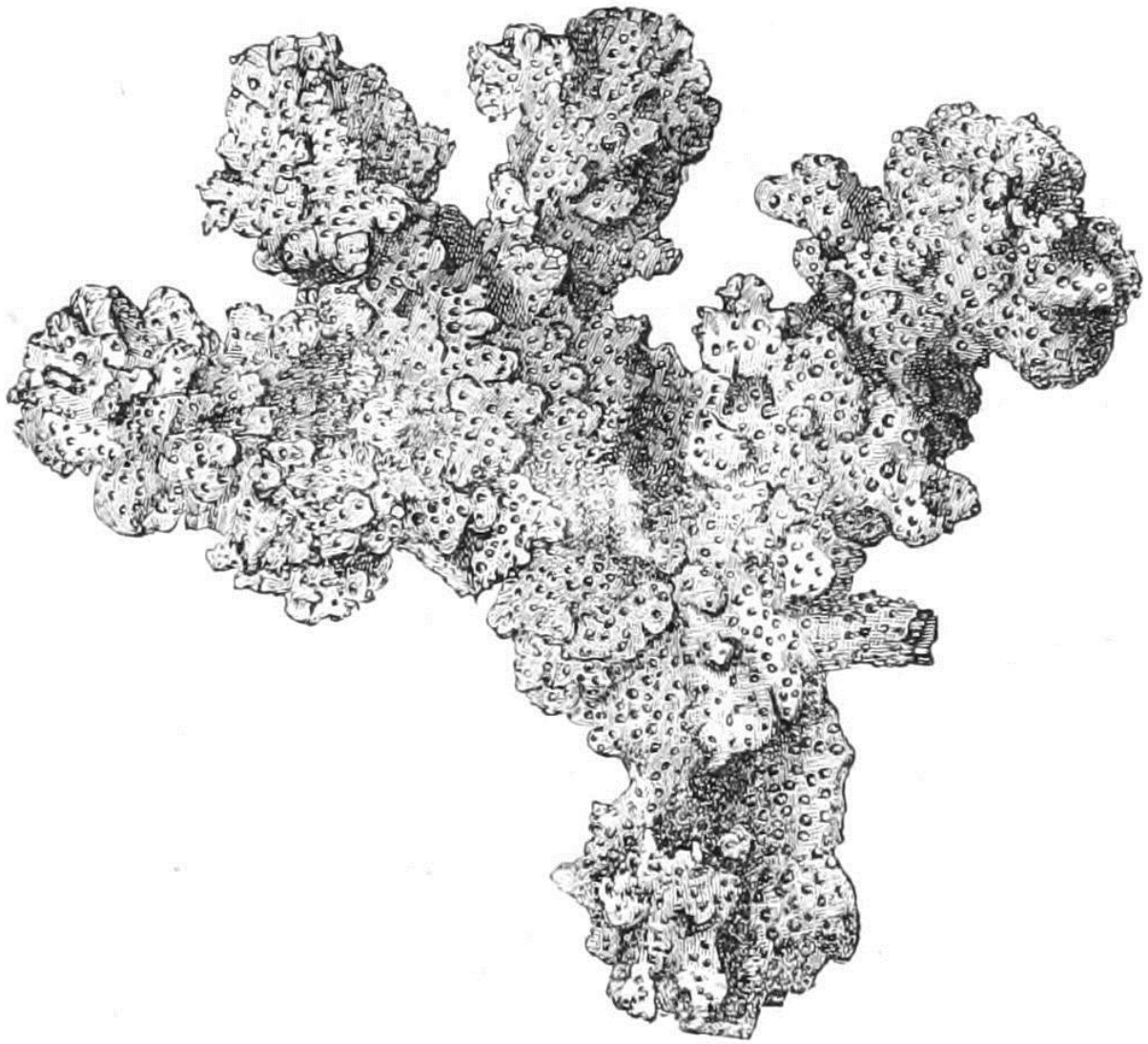
[back](#)



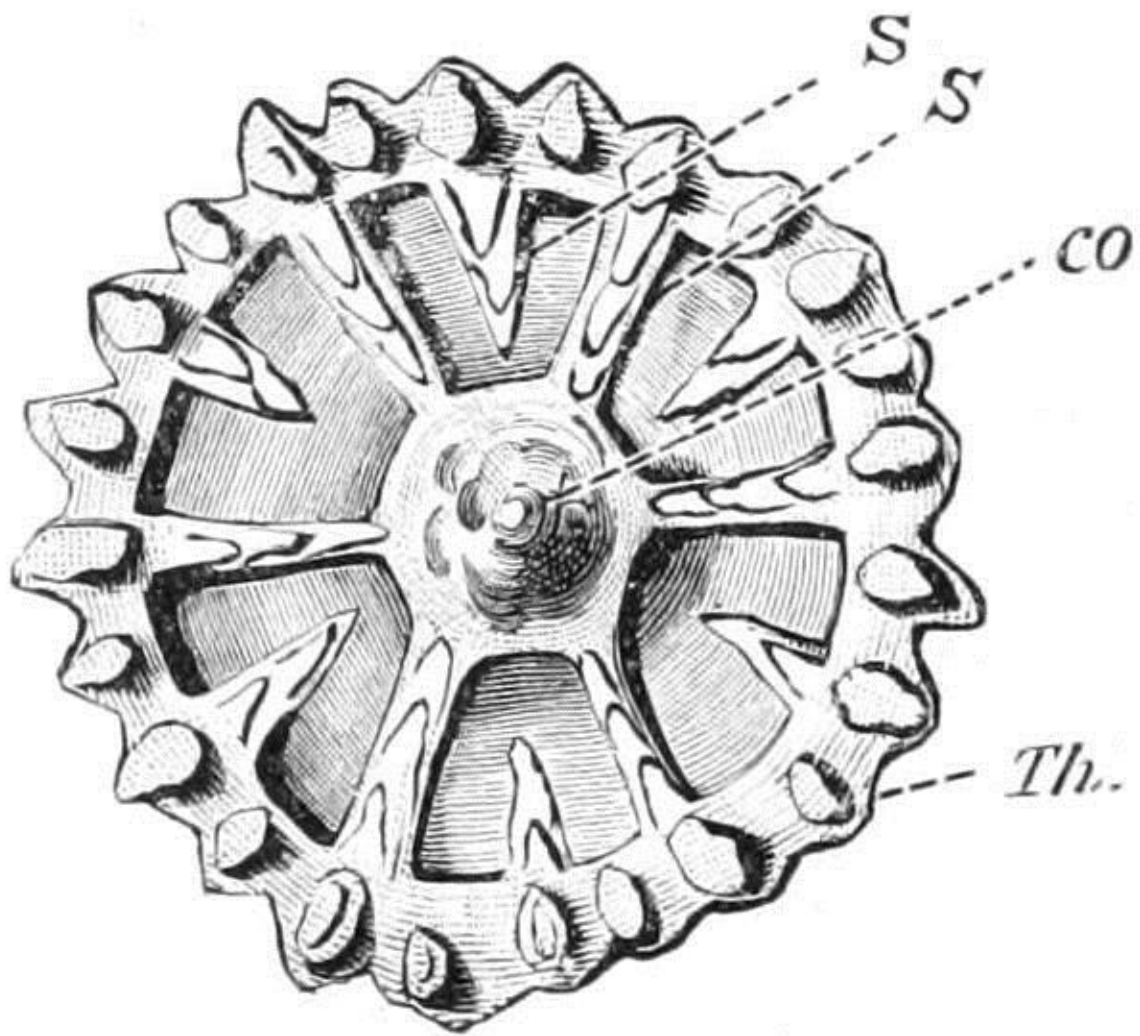
[back](#)



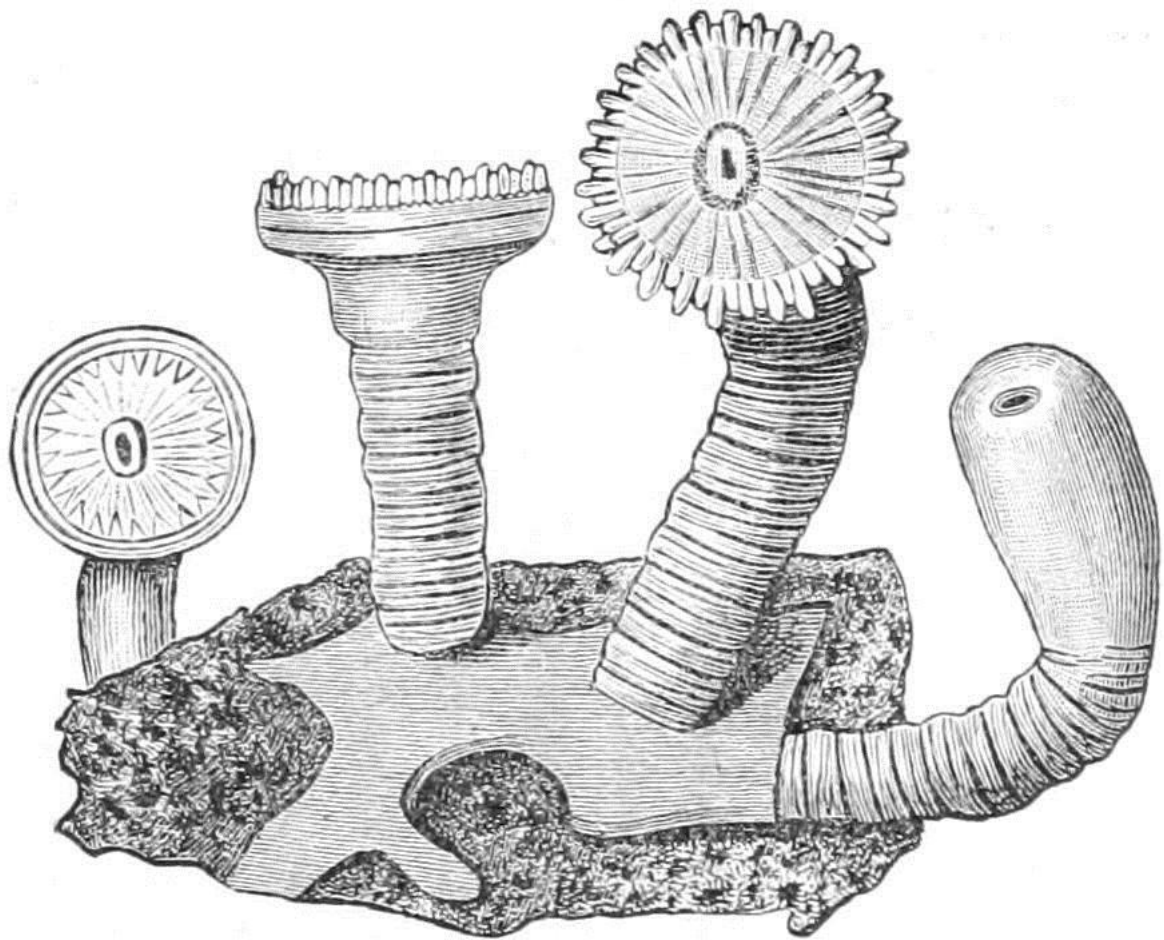
[back](#)



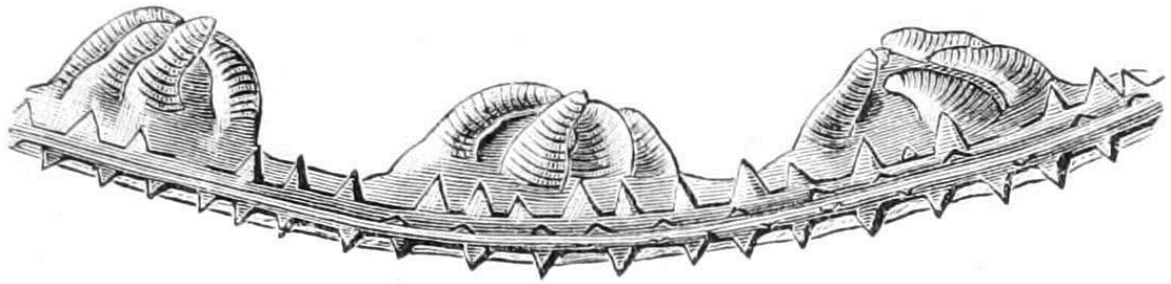
[back](#)



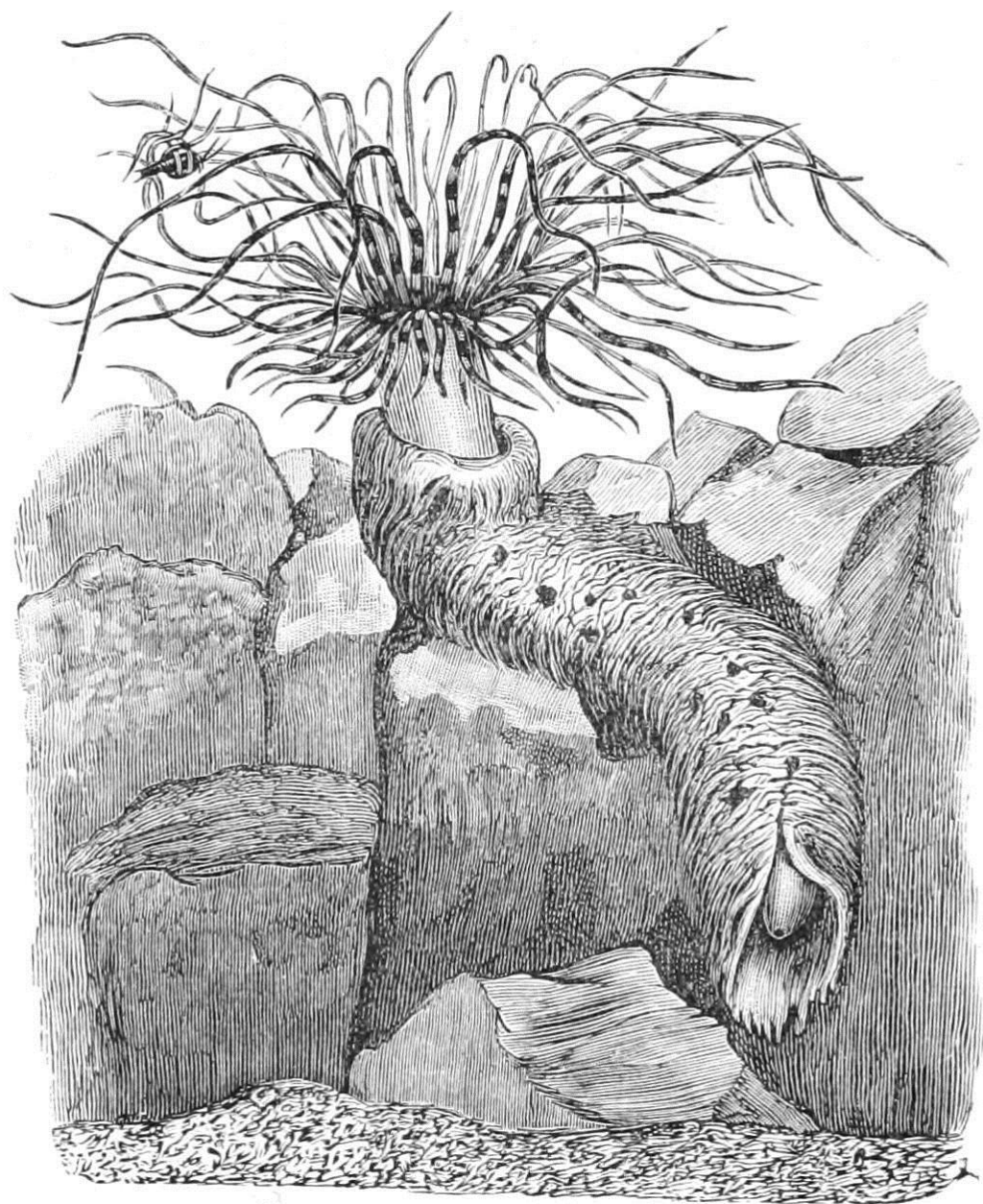
[back](#)



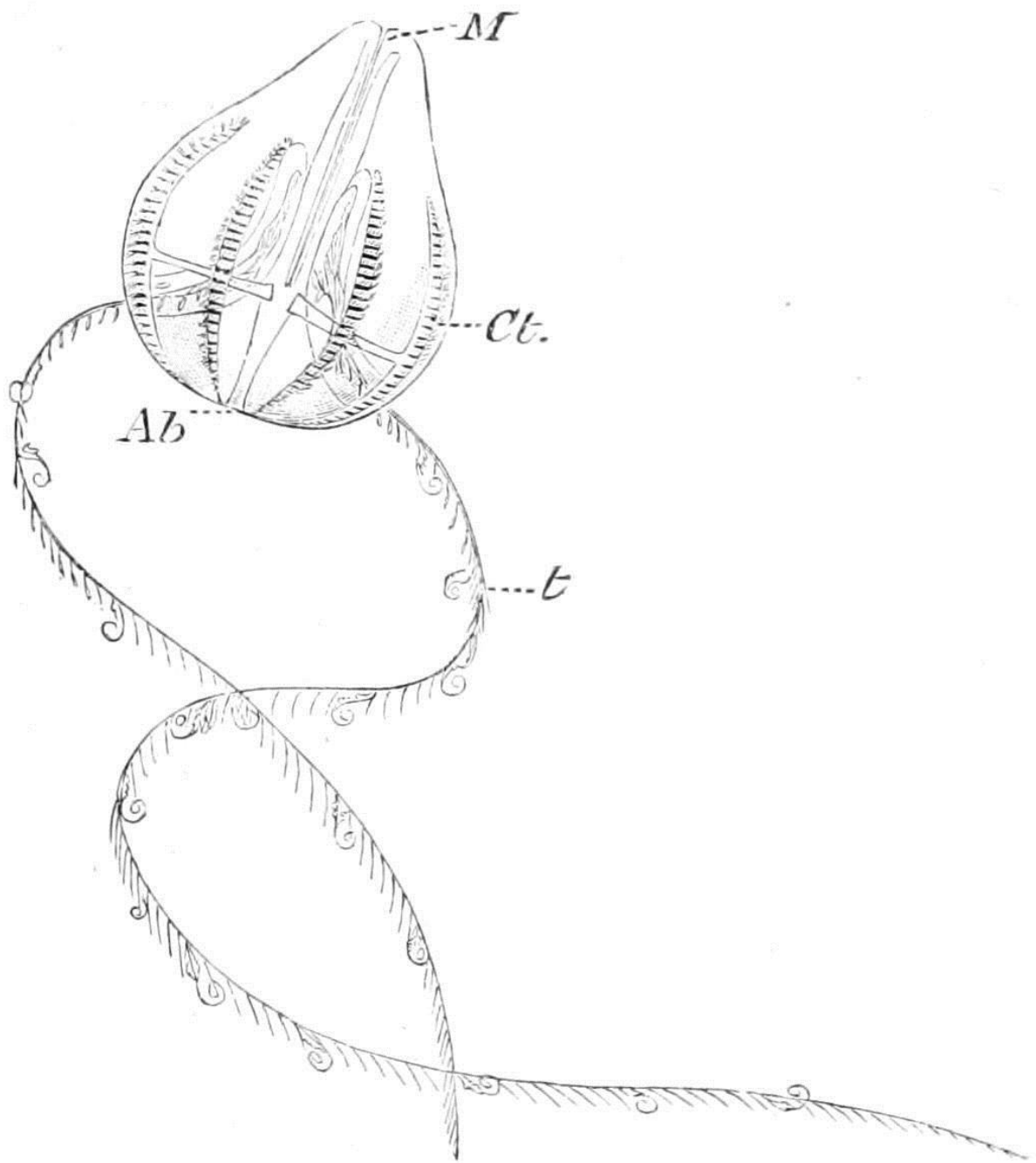
[back](#)



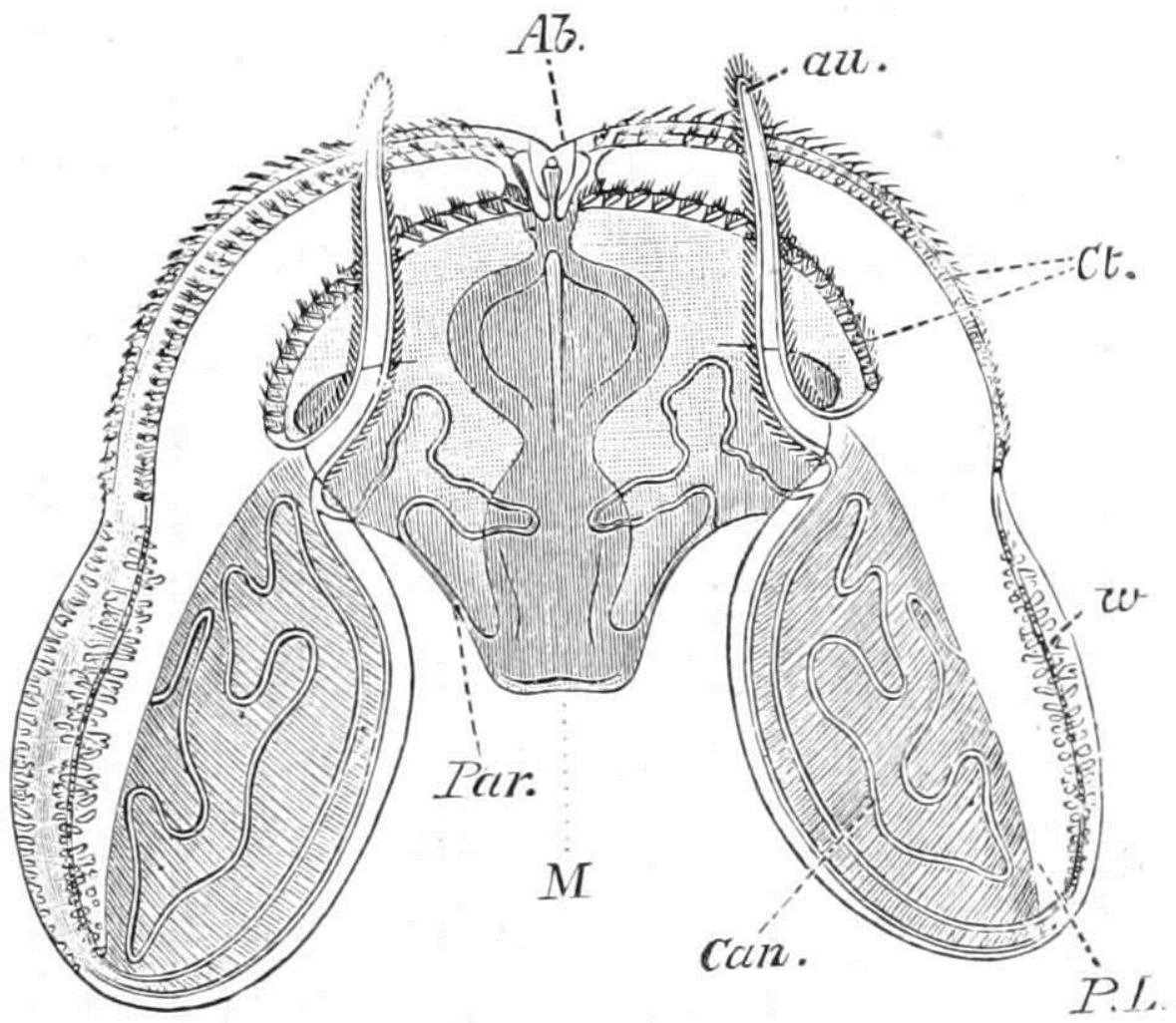
[back](#)



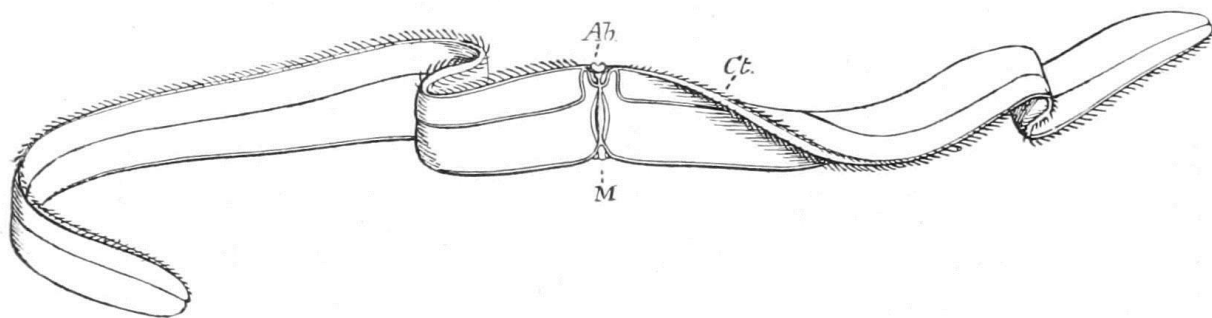
[back](#)



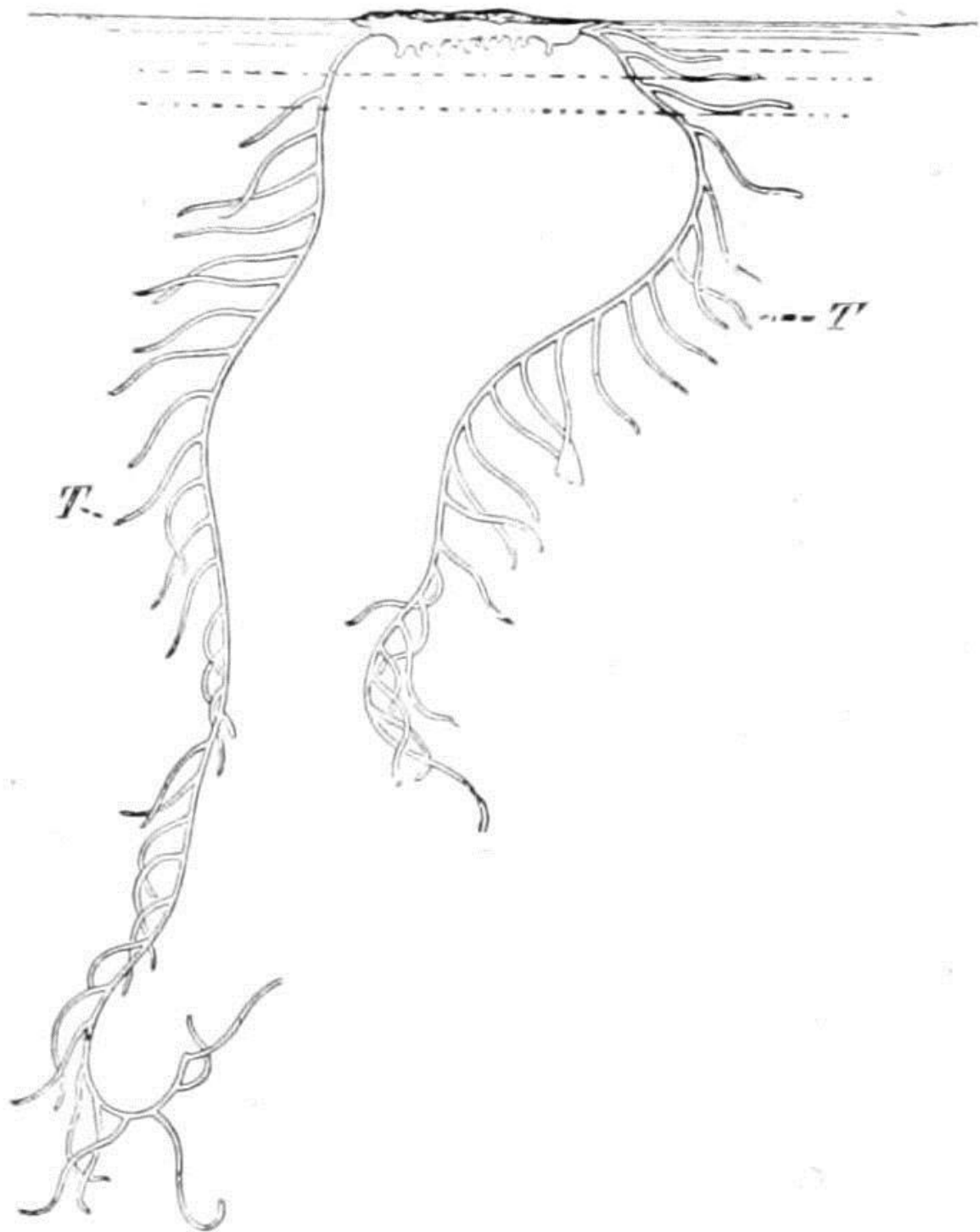
[back](#)



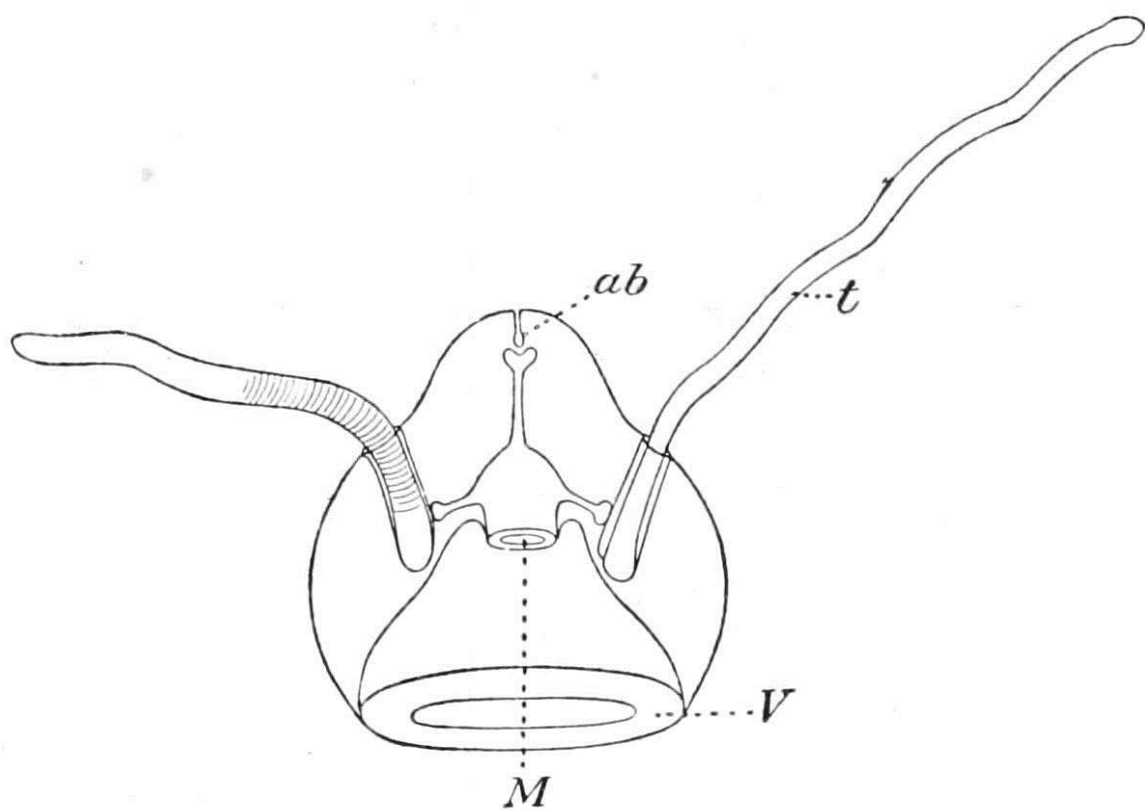
[back](#)



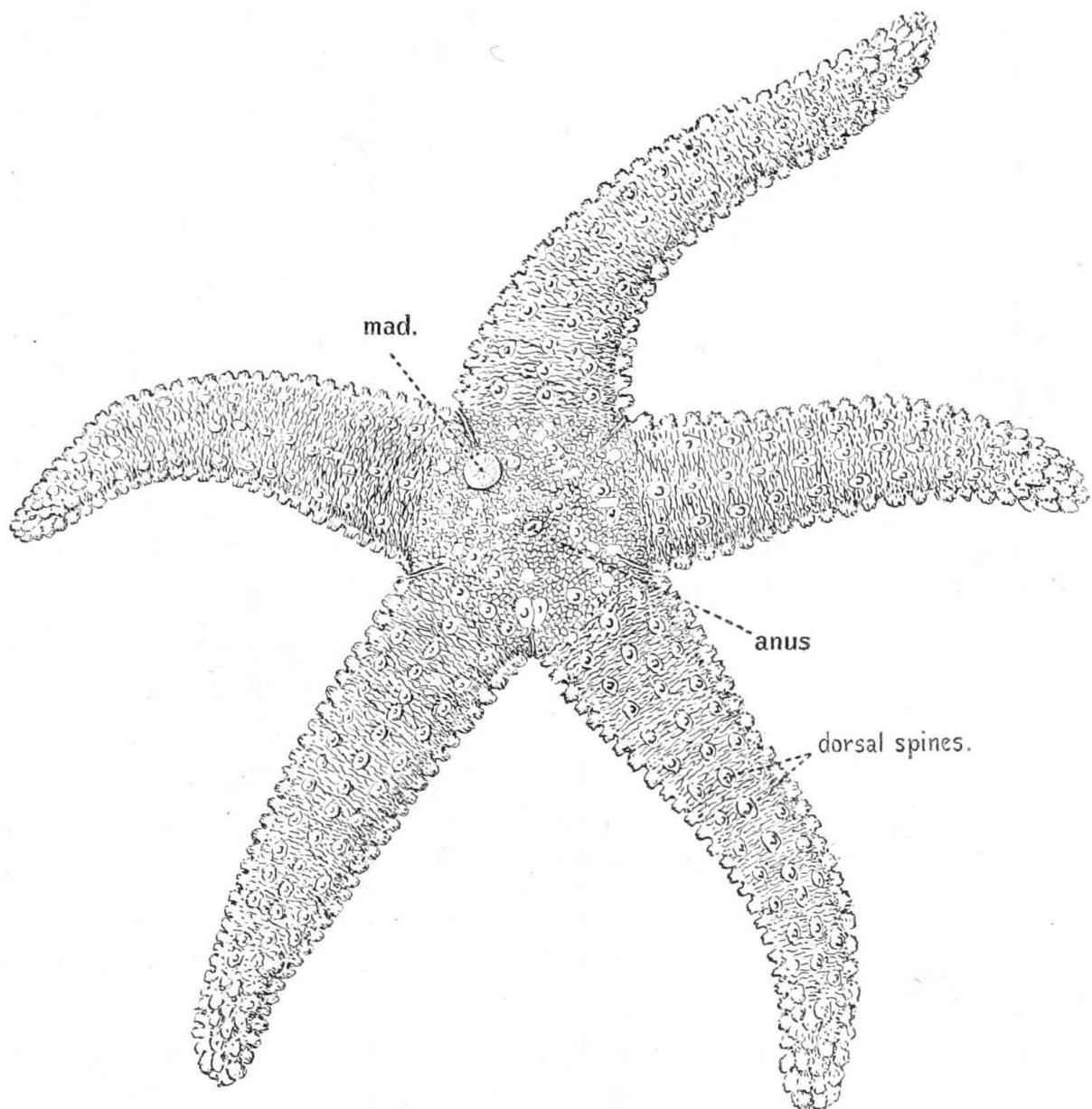
[back](#)



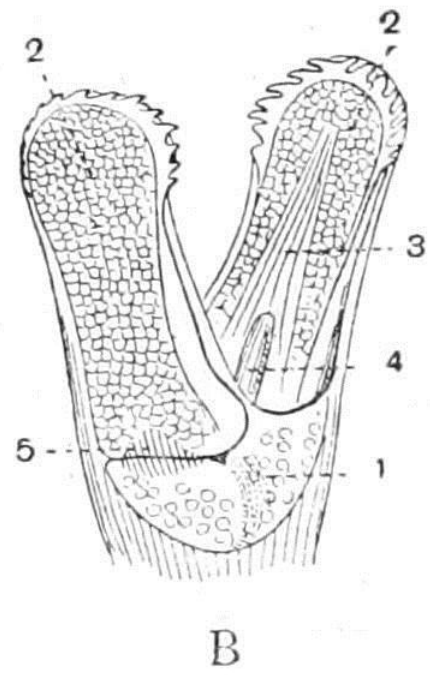
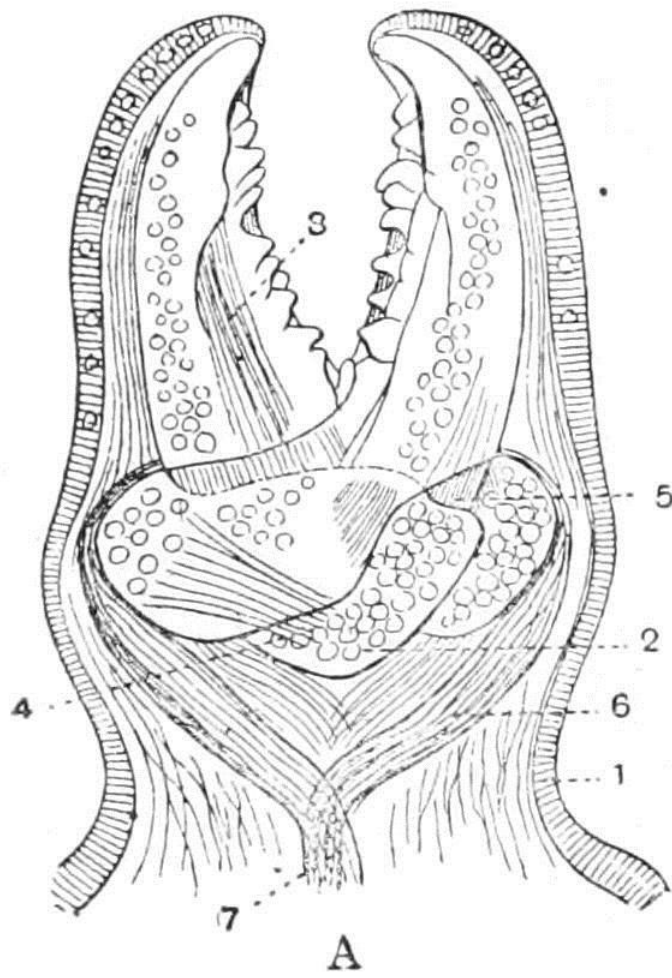
[back](#)



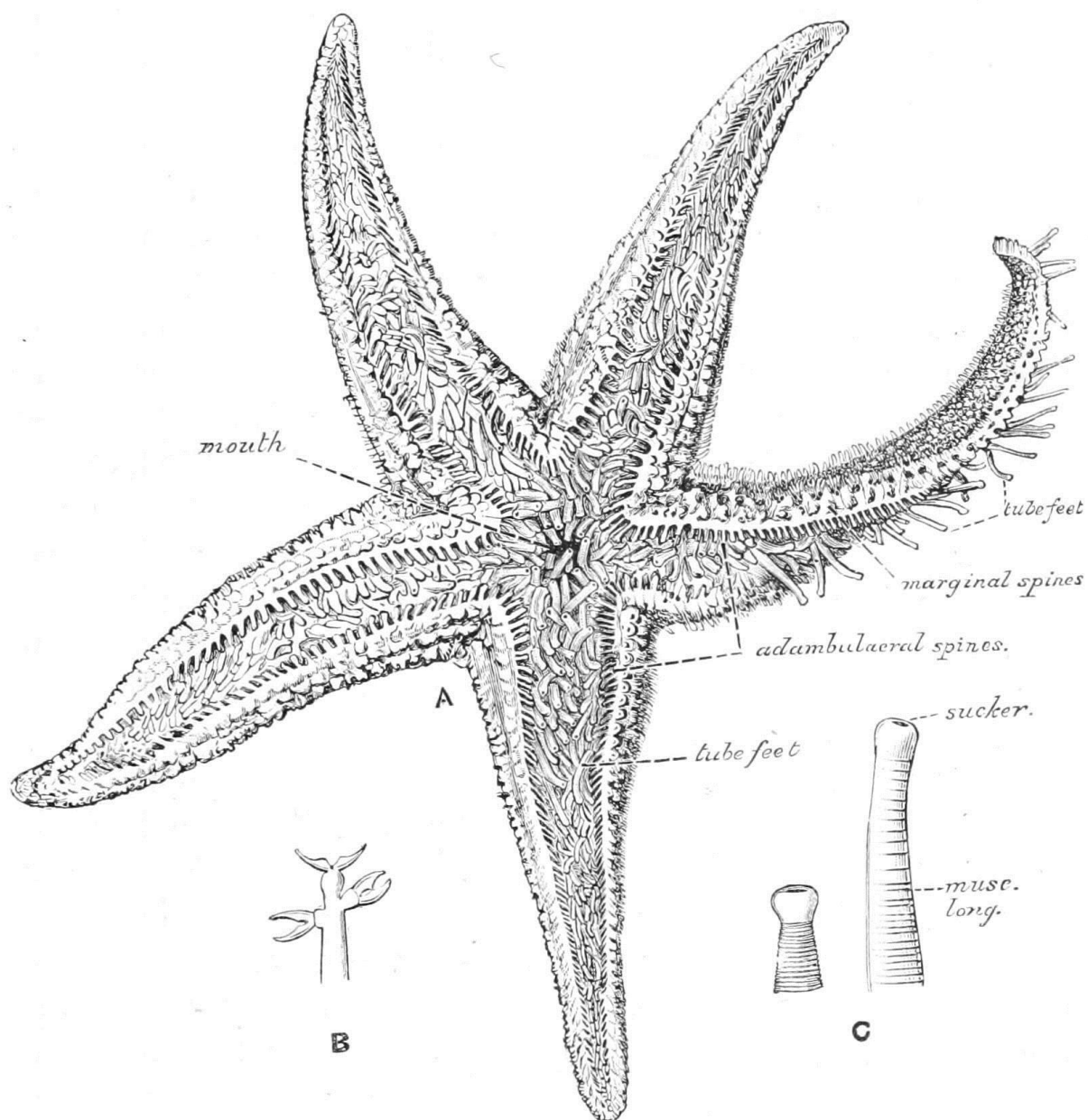
[back](#)



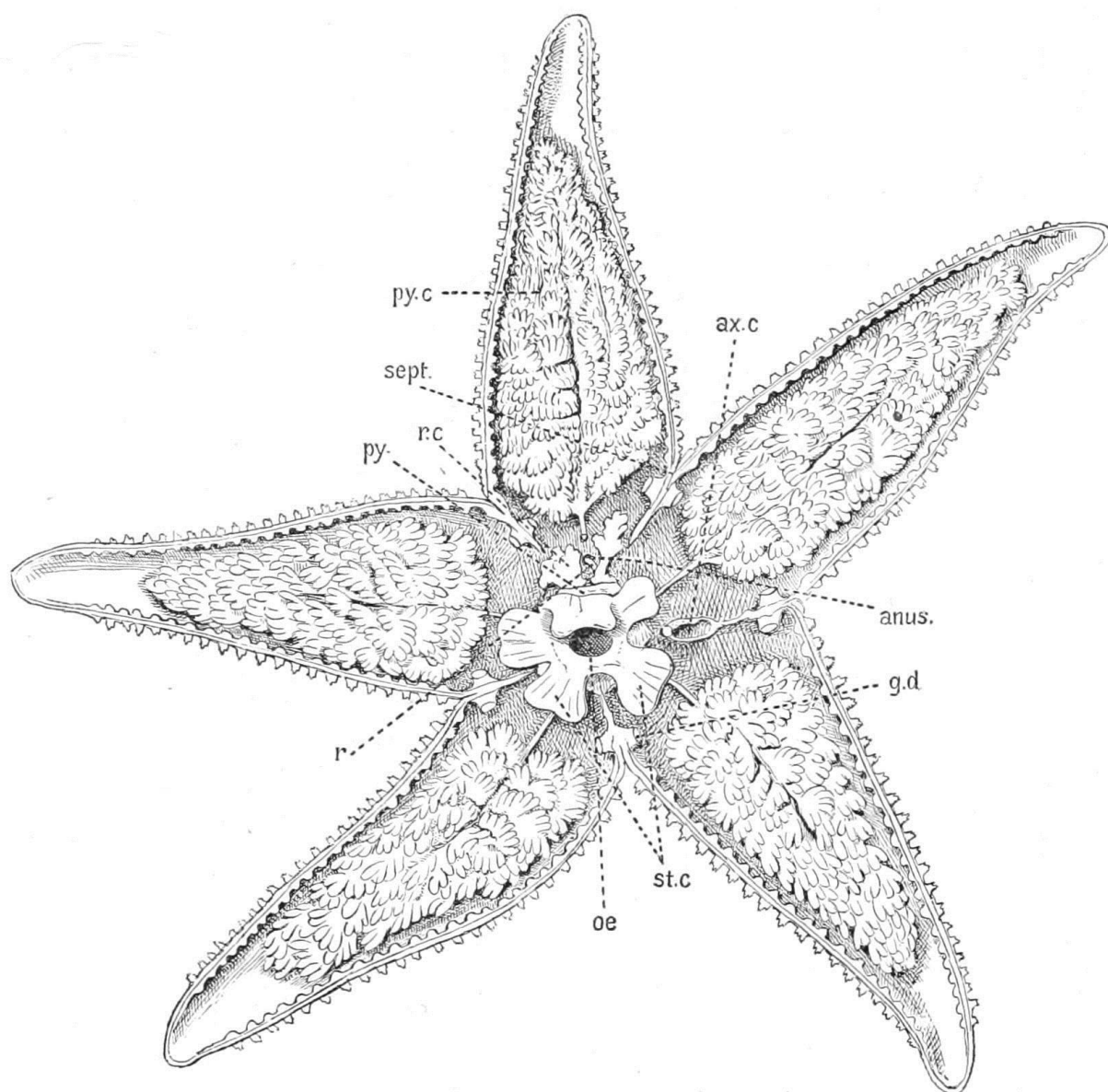
[back](#)



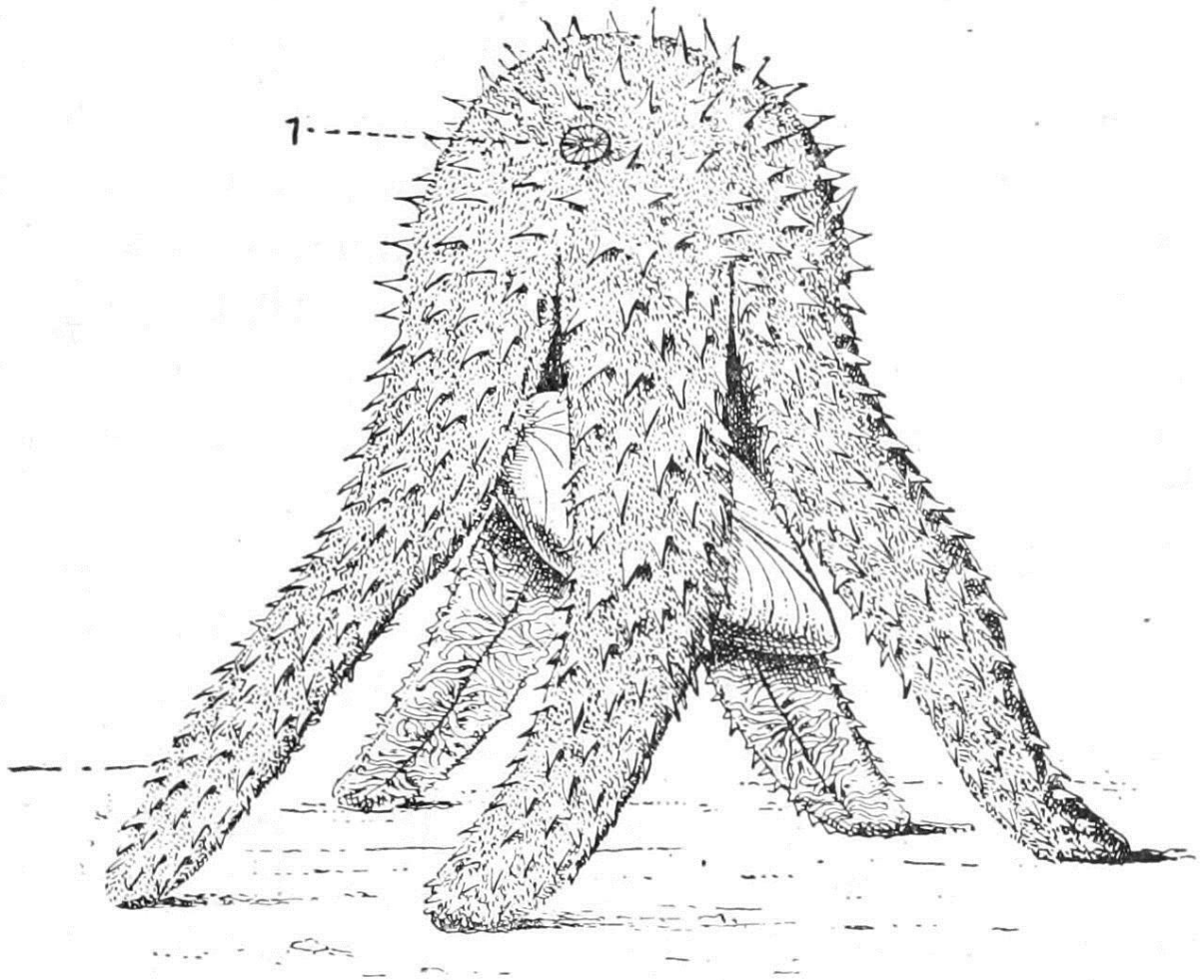
[back](#)



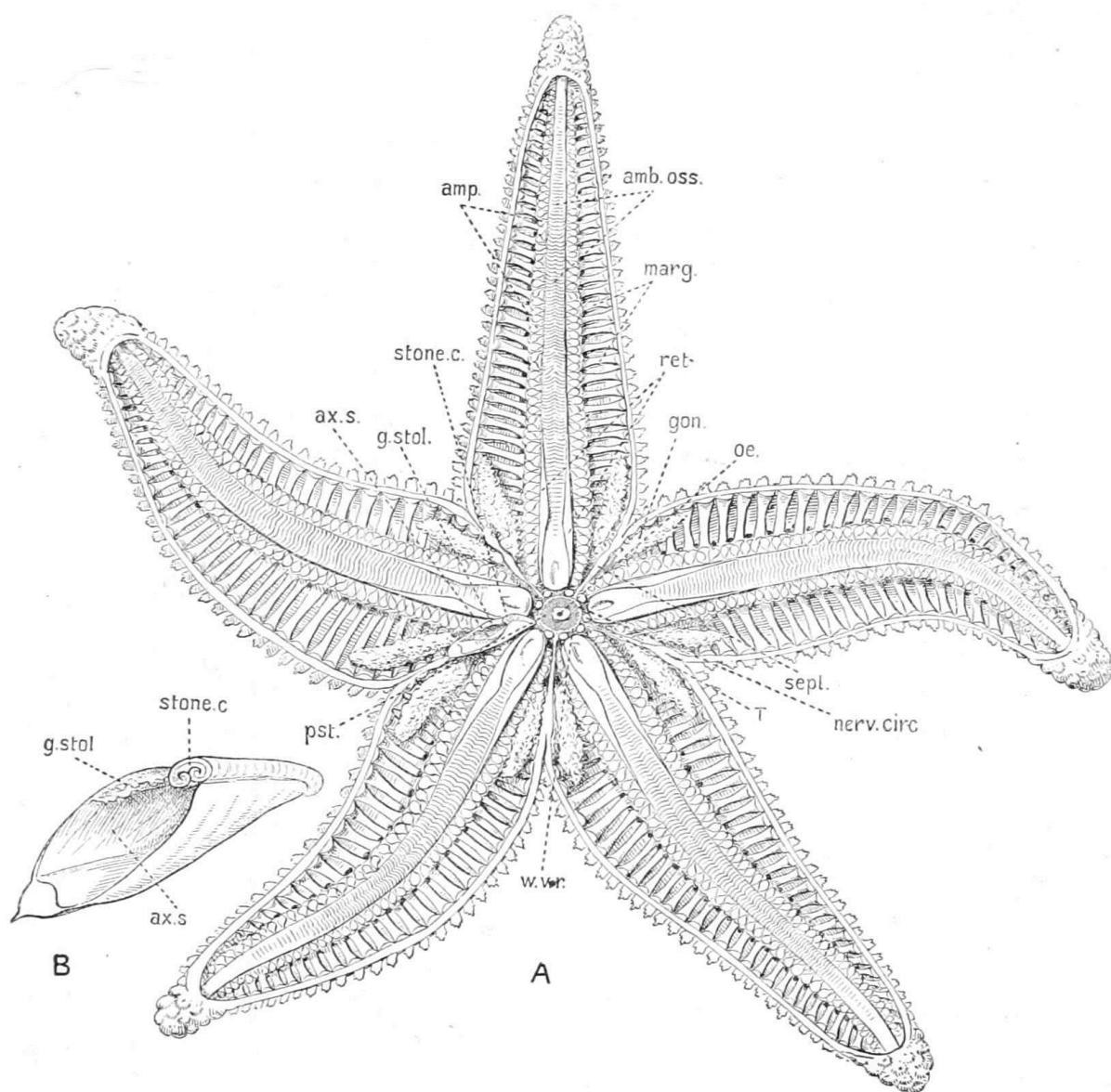
[back](#)



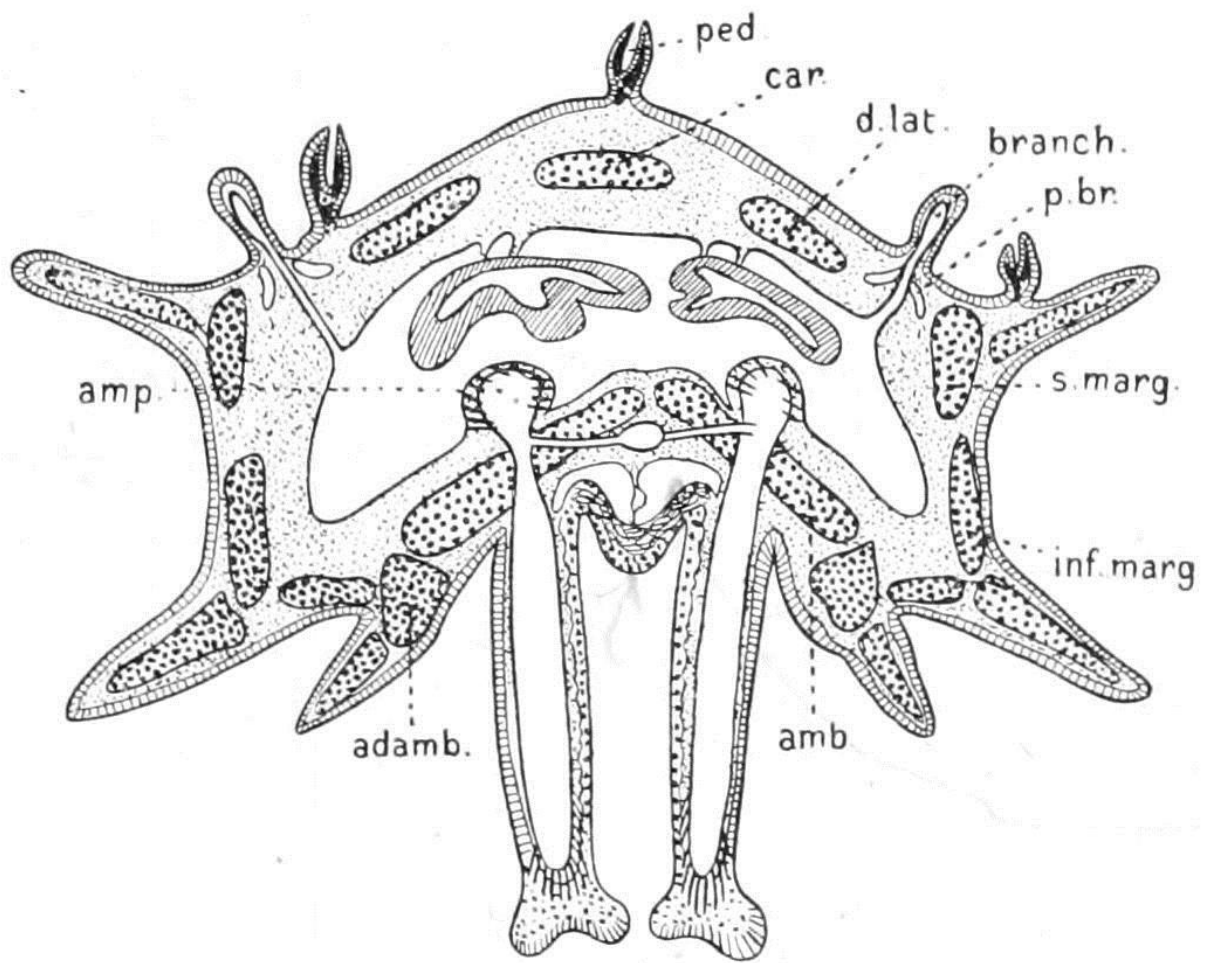
[back](#)



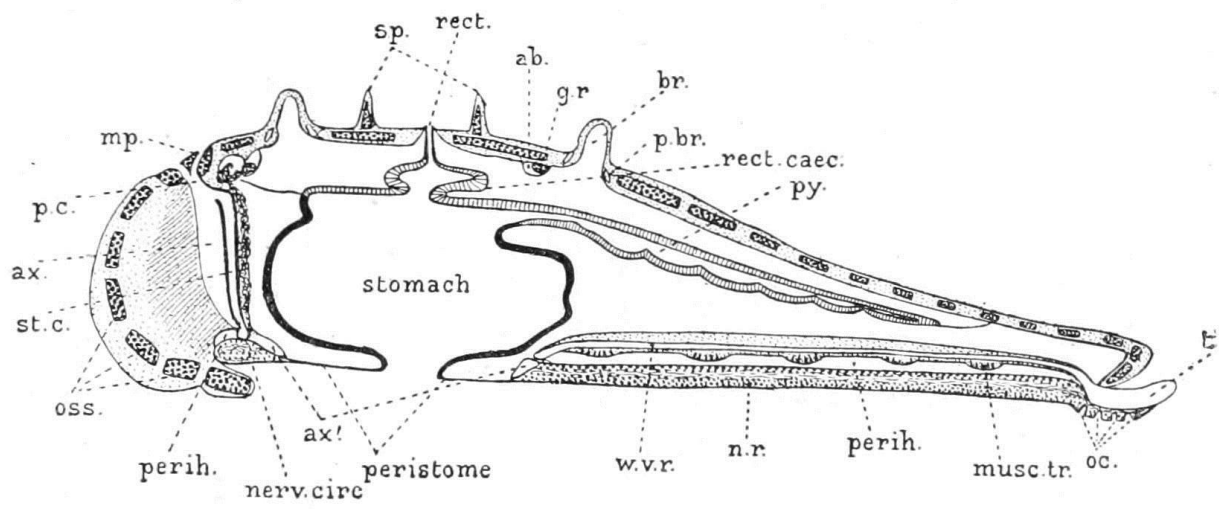
[back](#)



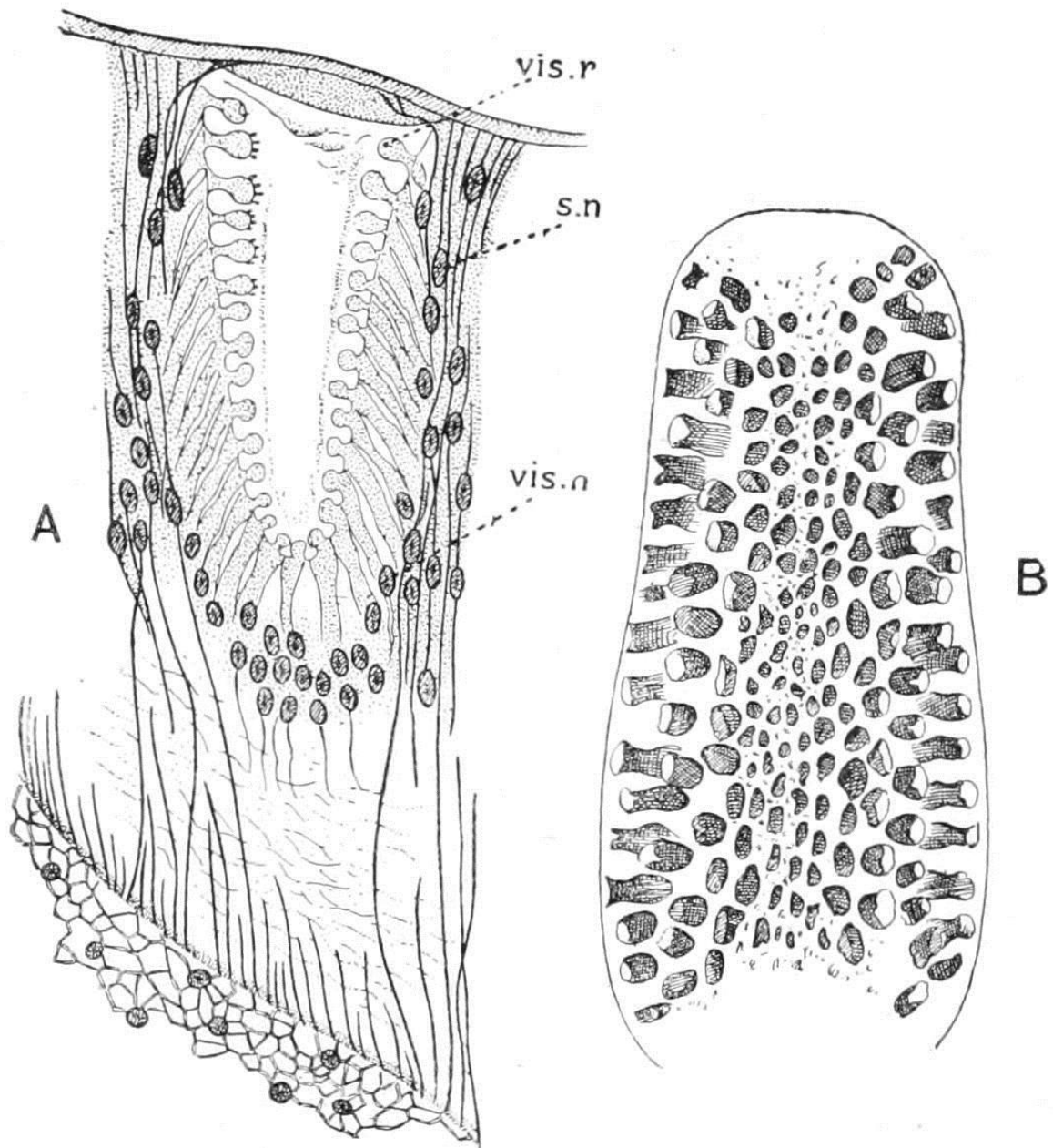
[back](#)



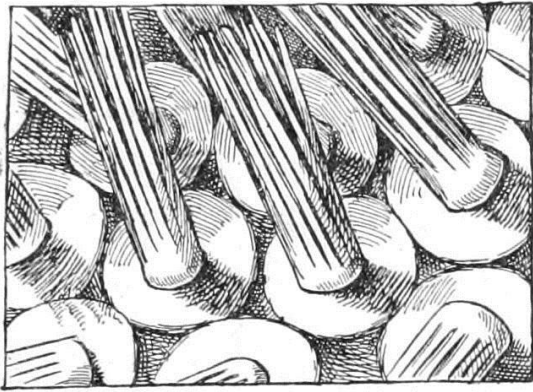
[back](#)



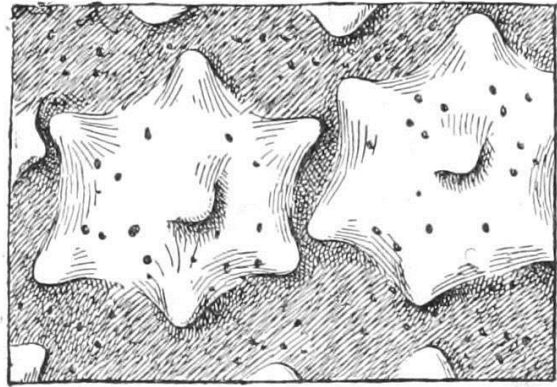
[back](#)



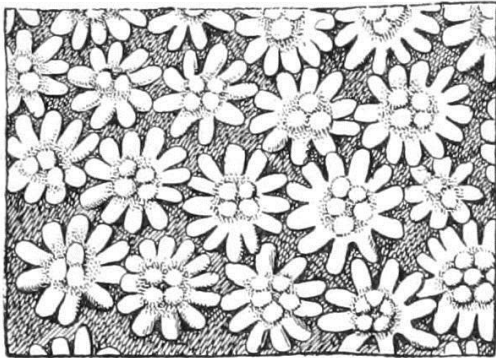
[back](#)



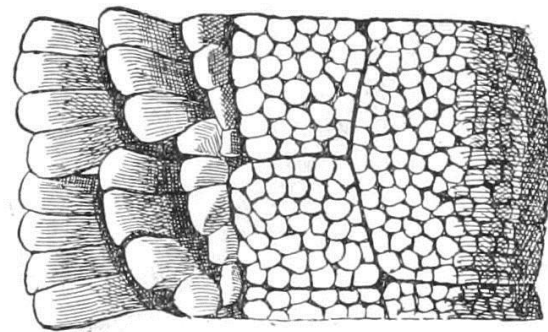
A



B



C

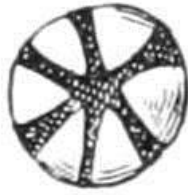


D

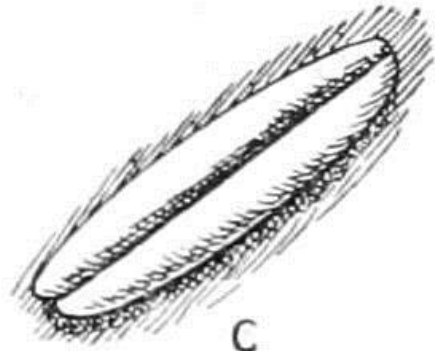
[back](#)



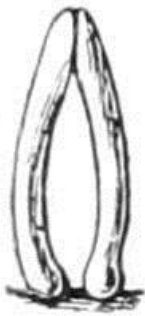
A



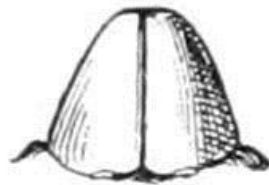
B



C



D

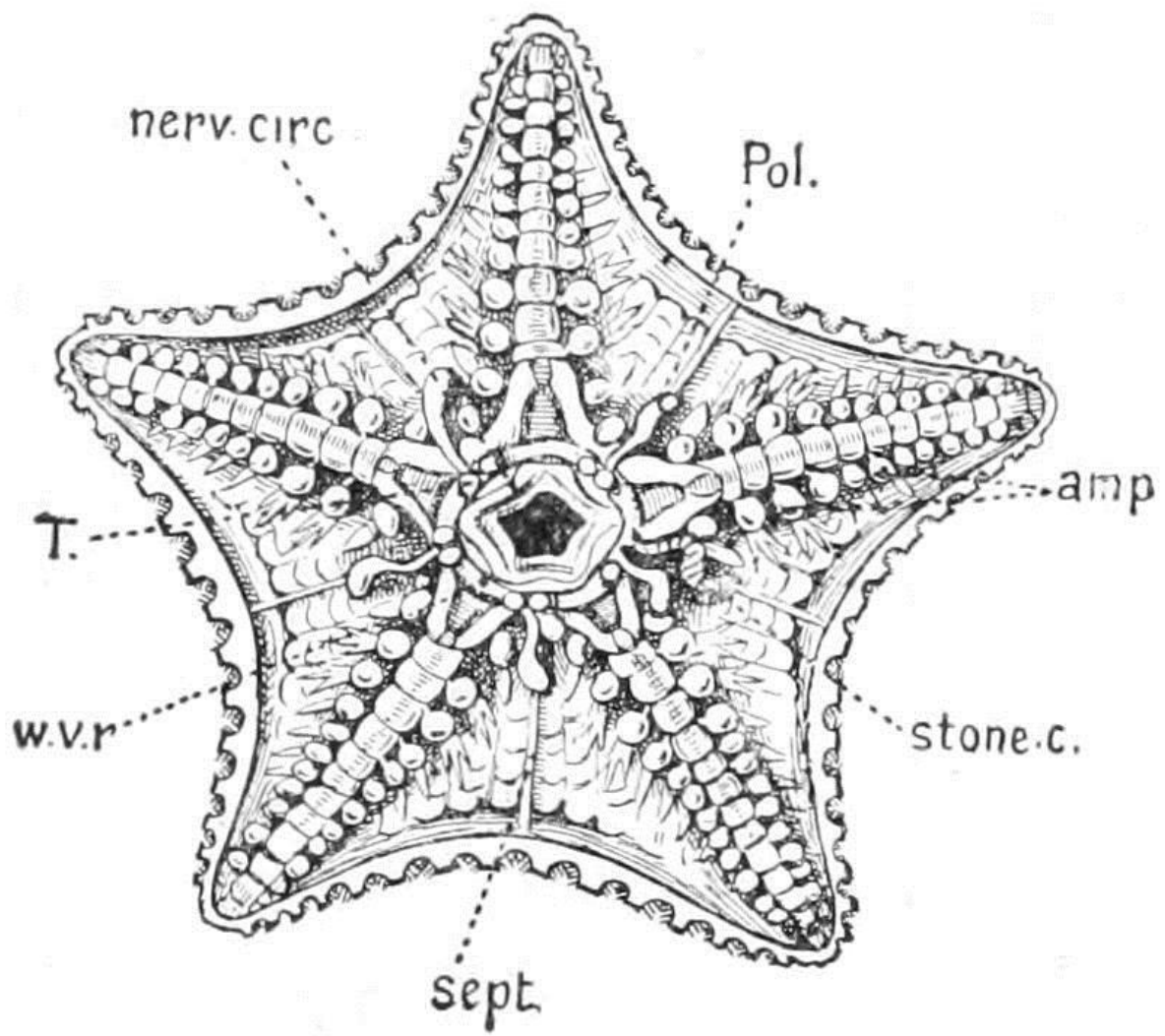


E

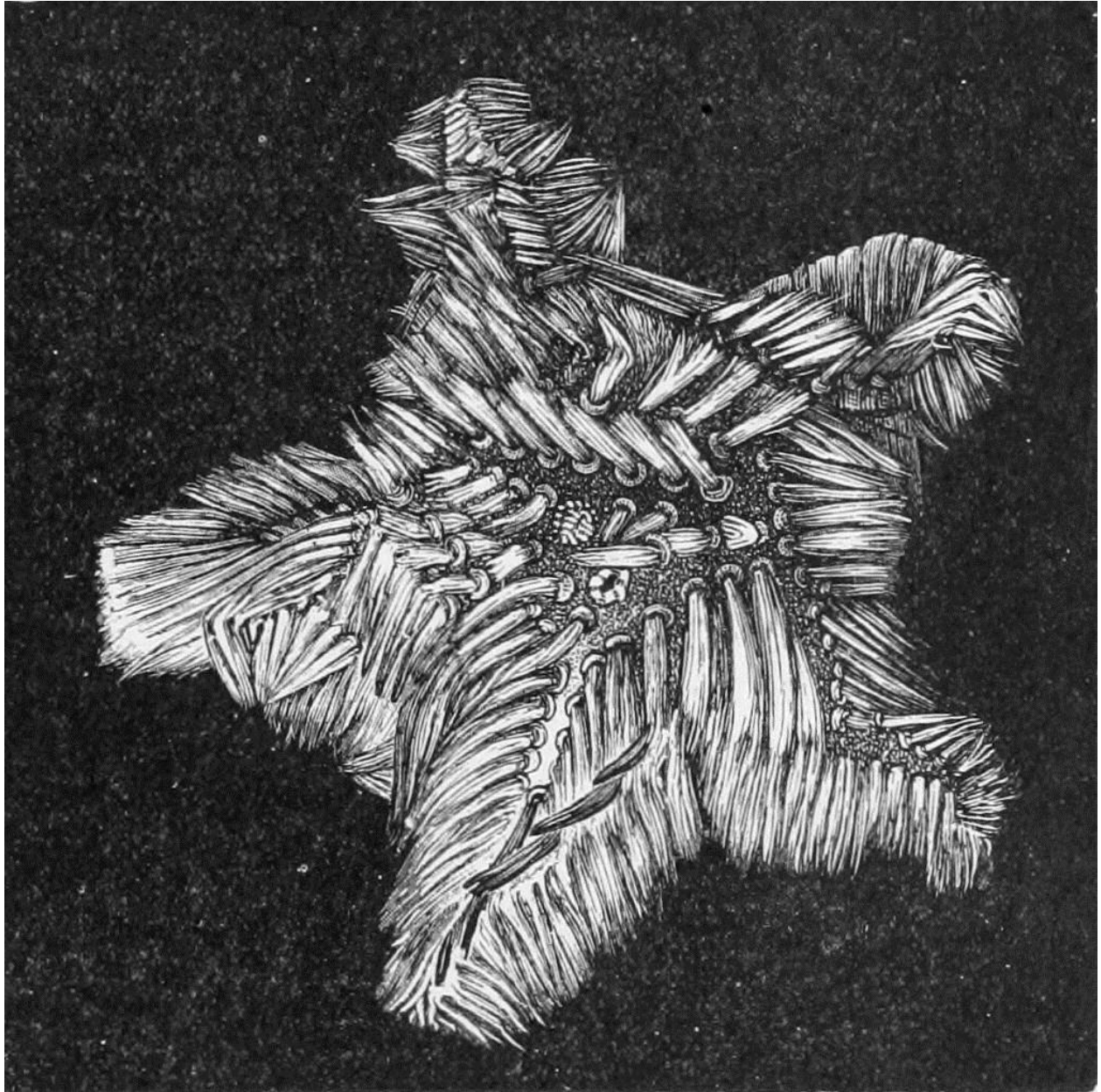


F

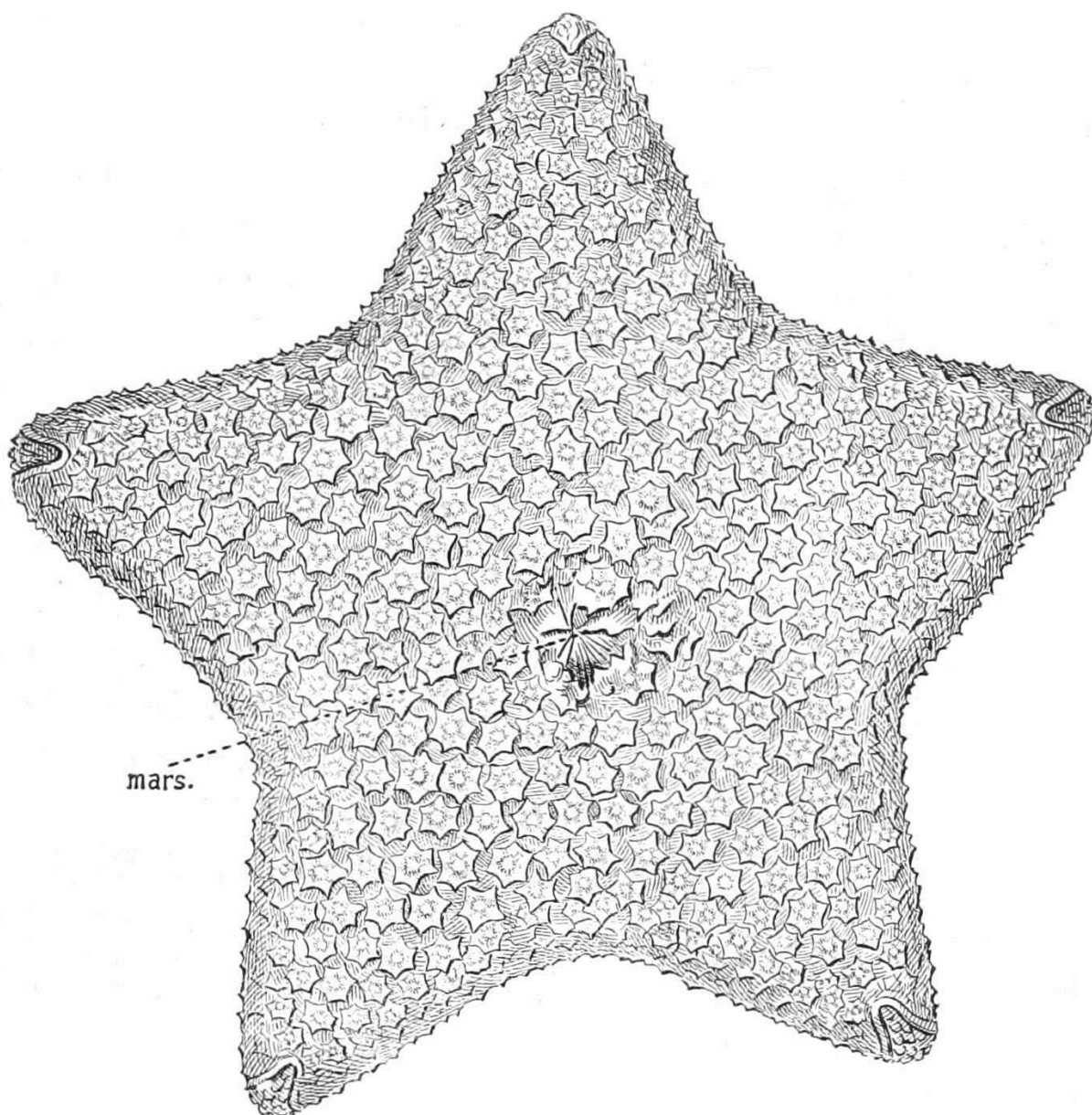
[back](#)



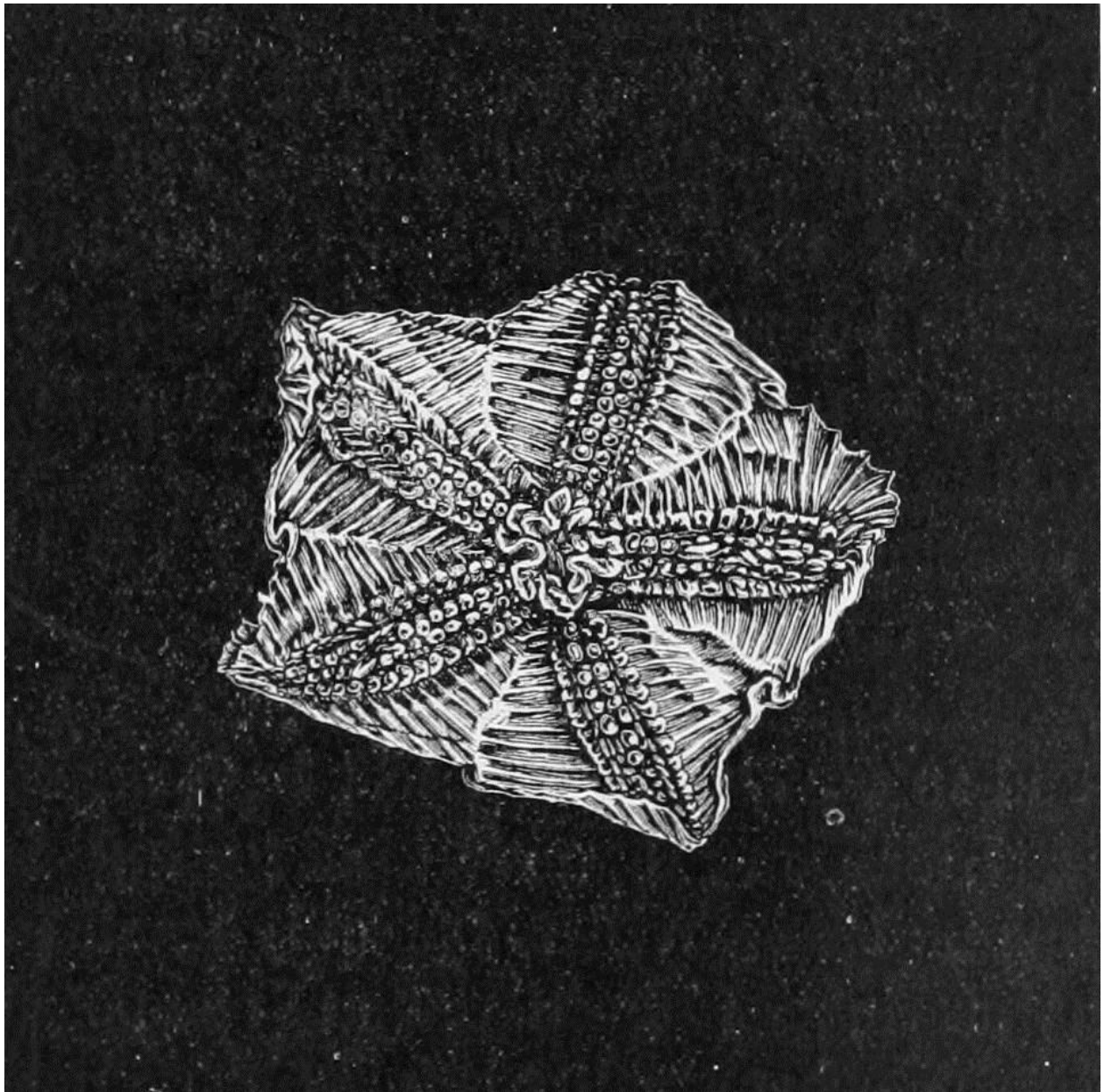
[back](#)



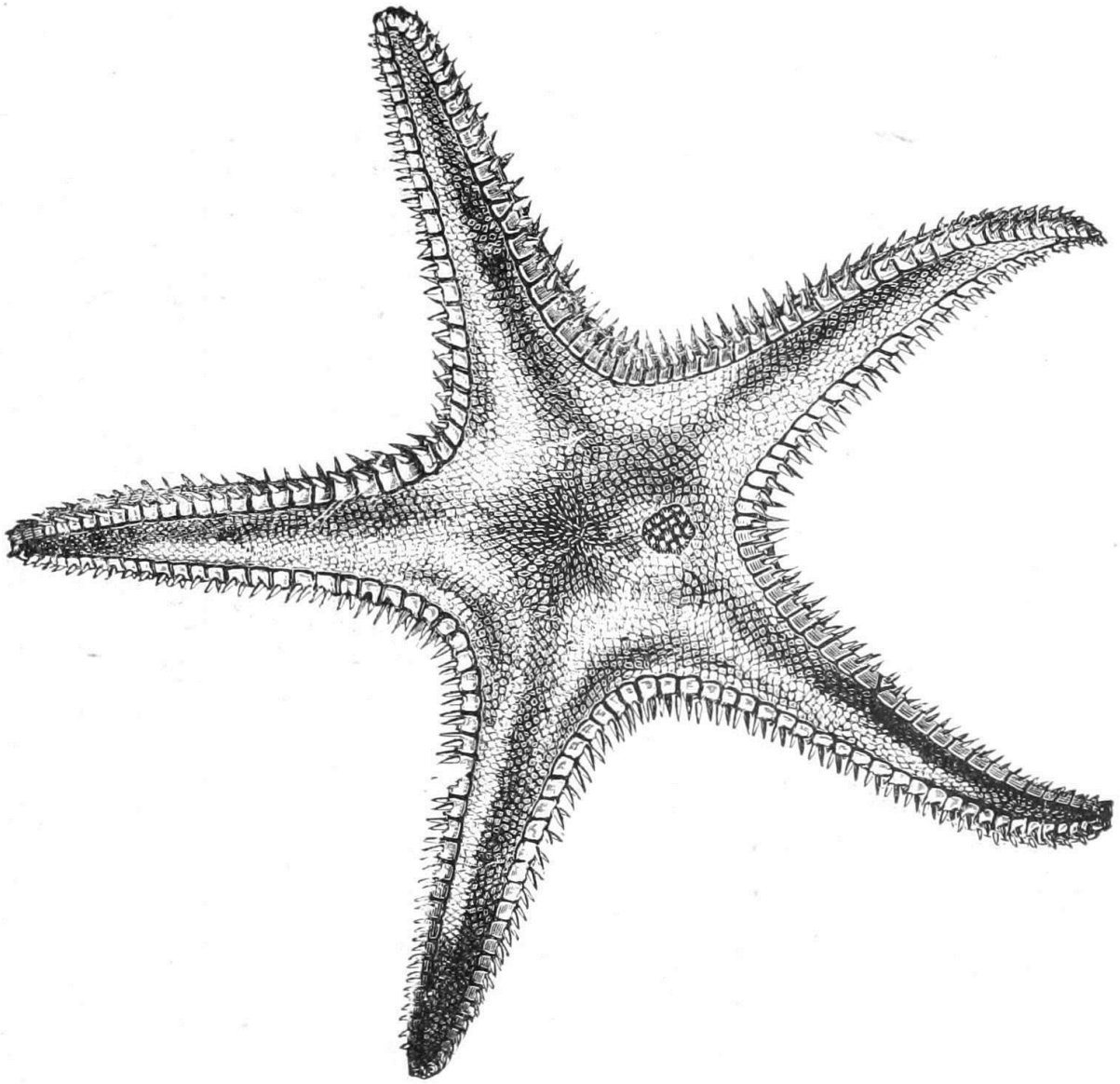
[back](#)



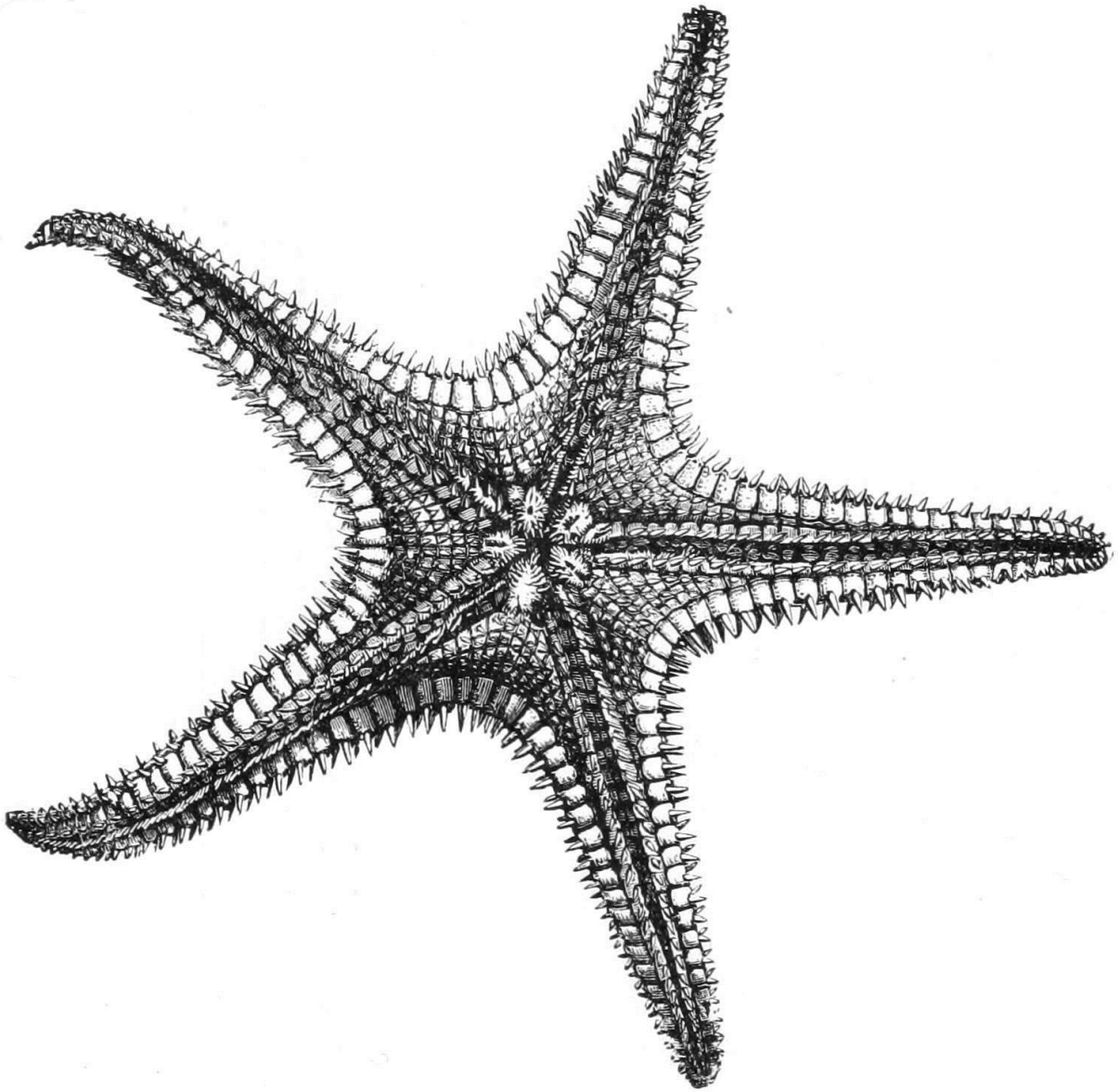
[back](#)



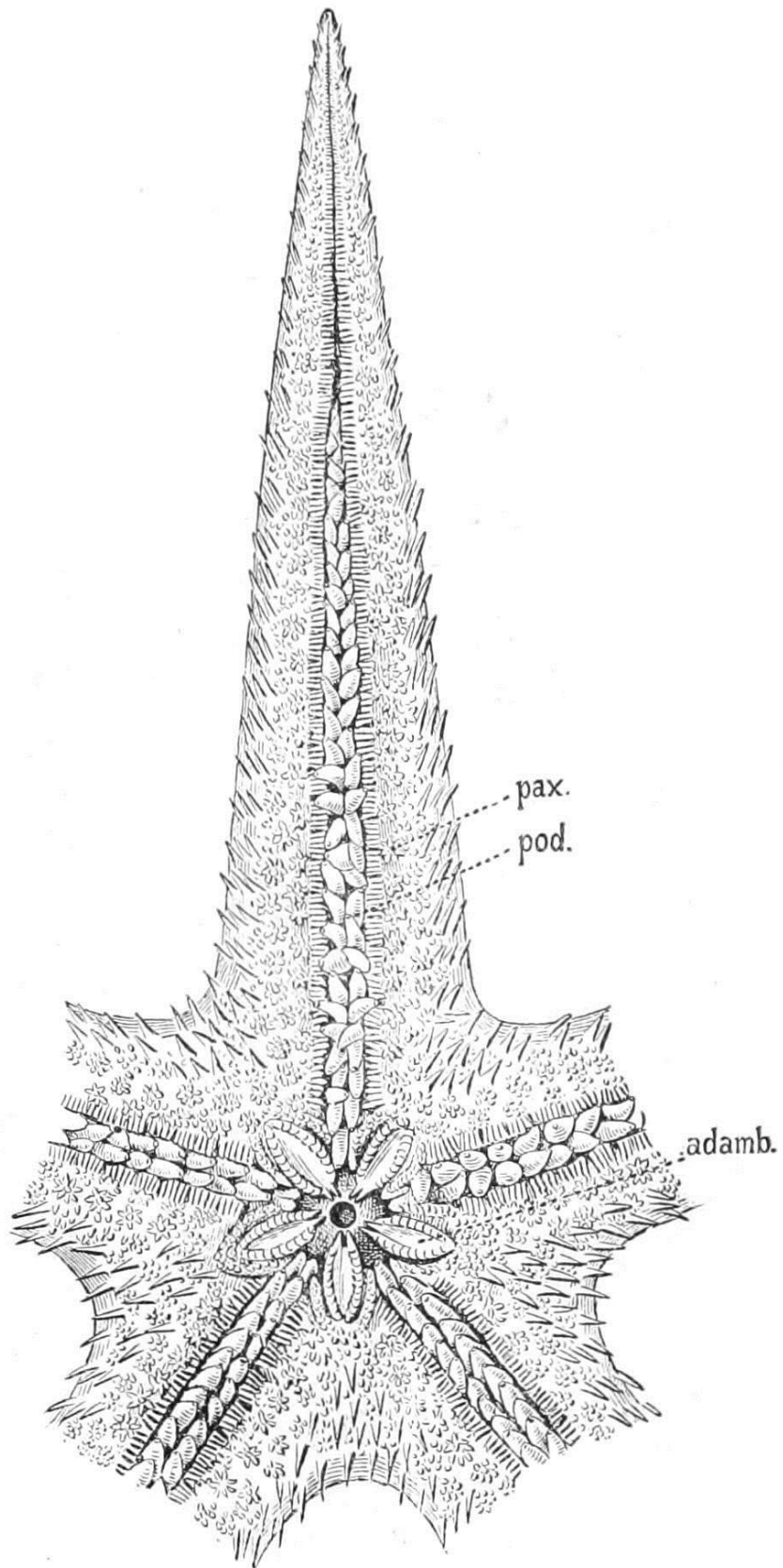
[back](#)



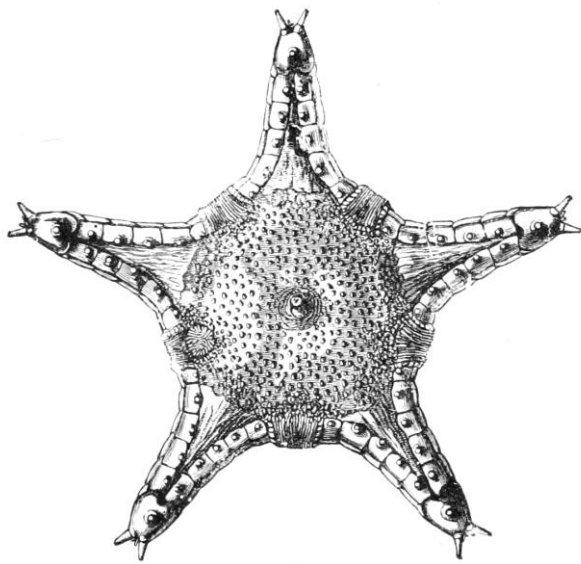
[back](#)



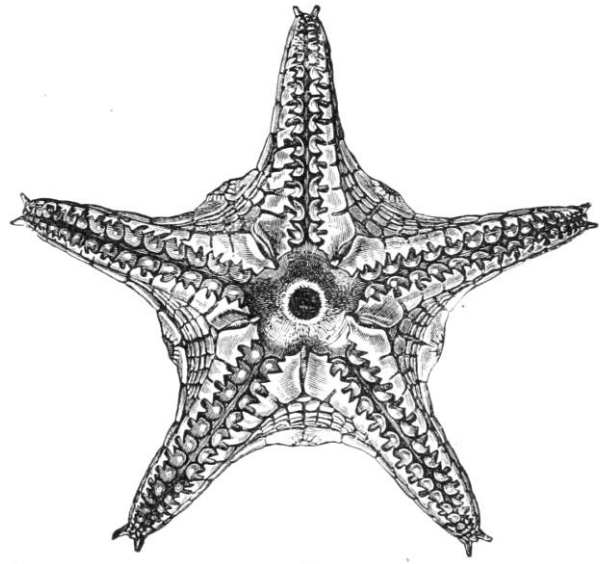
[back](#)



[back](#)

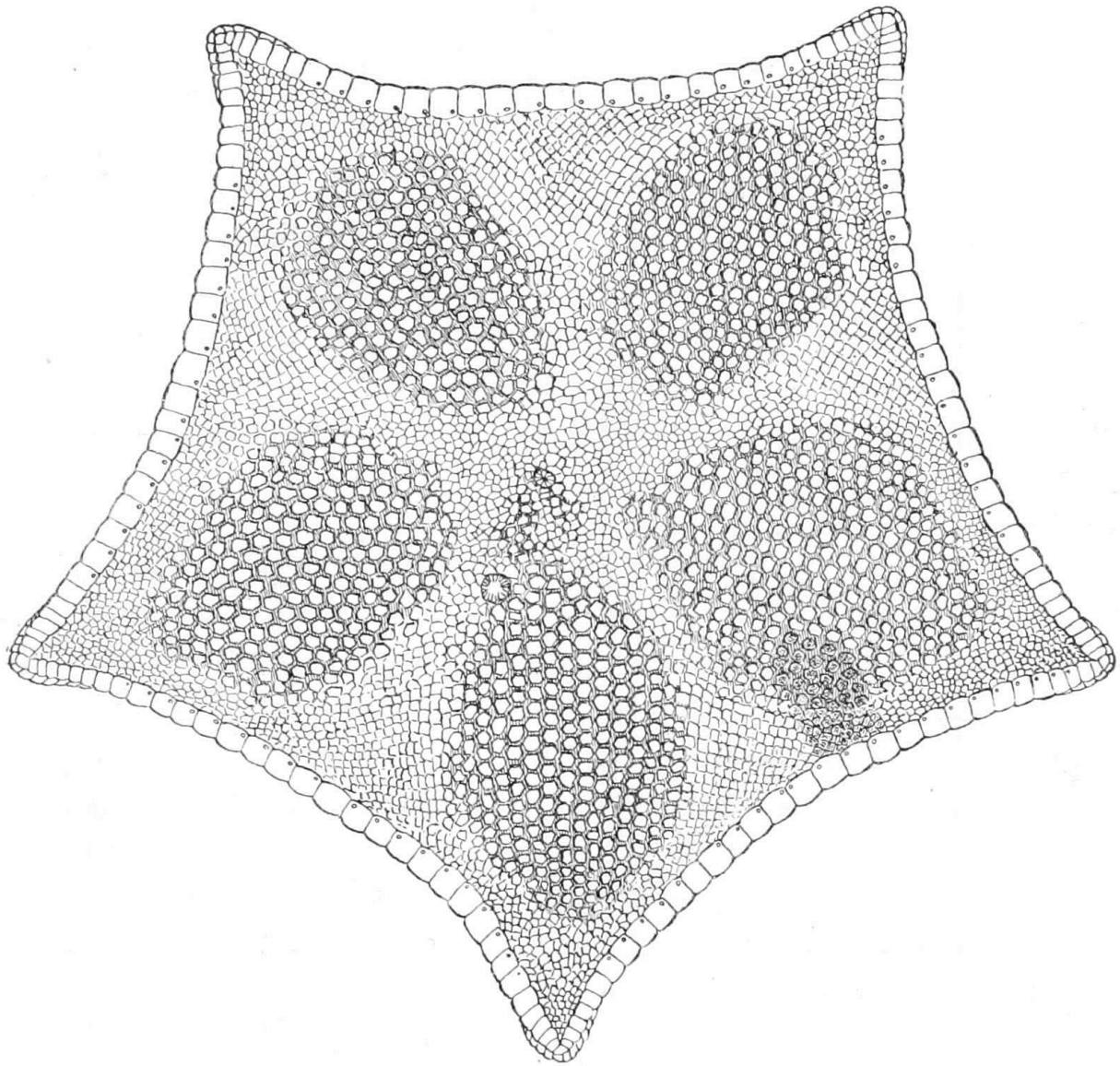


A

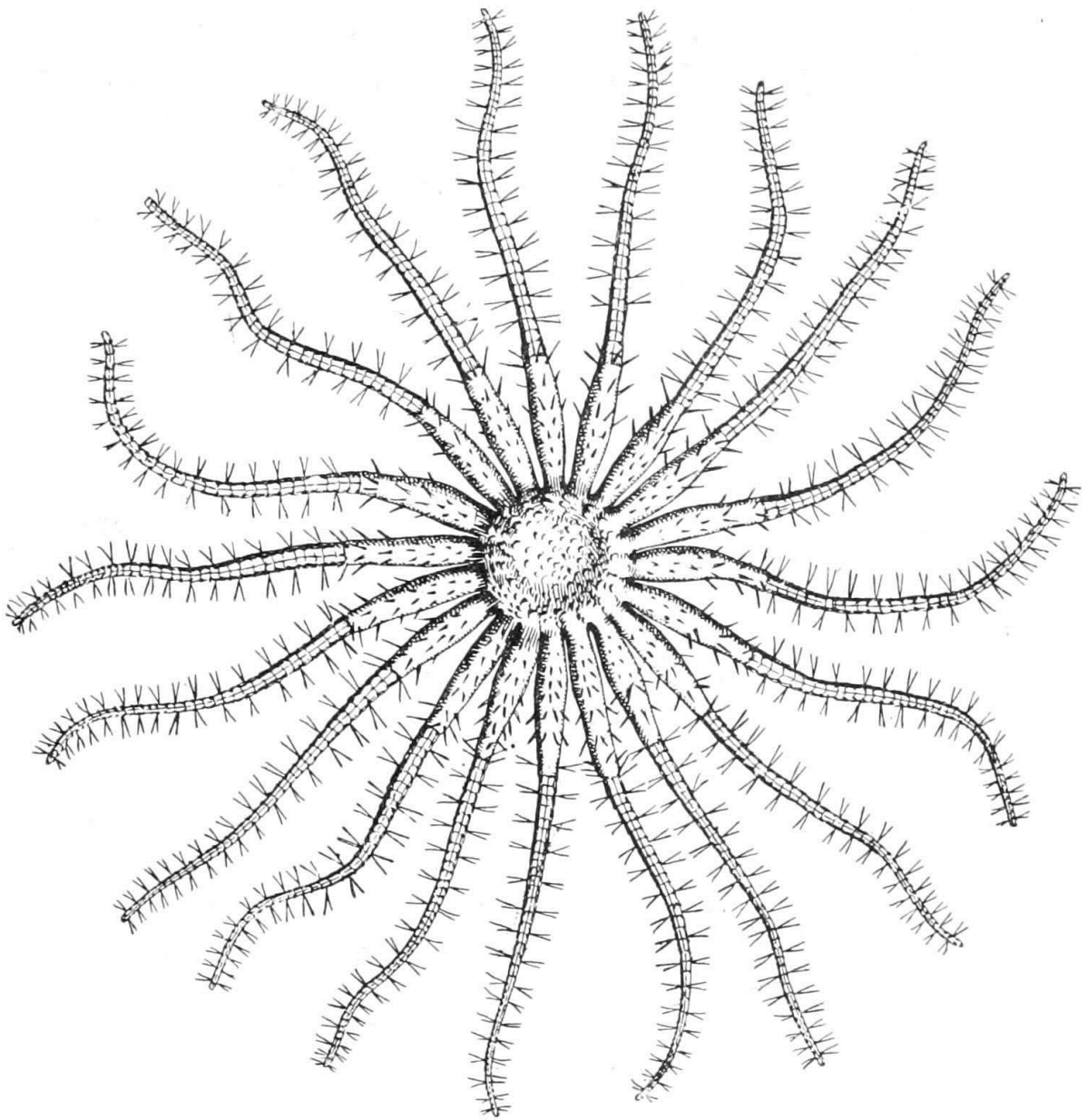


B

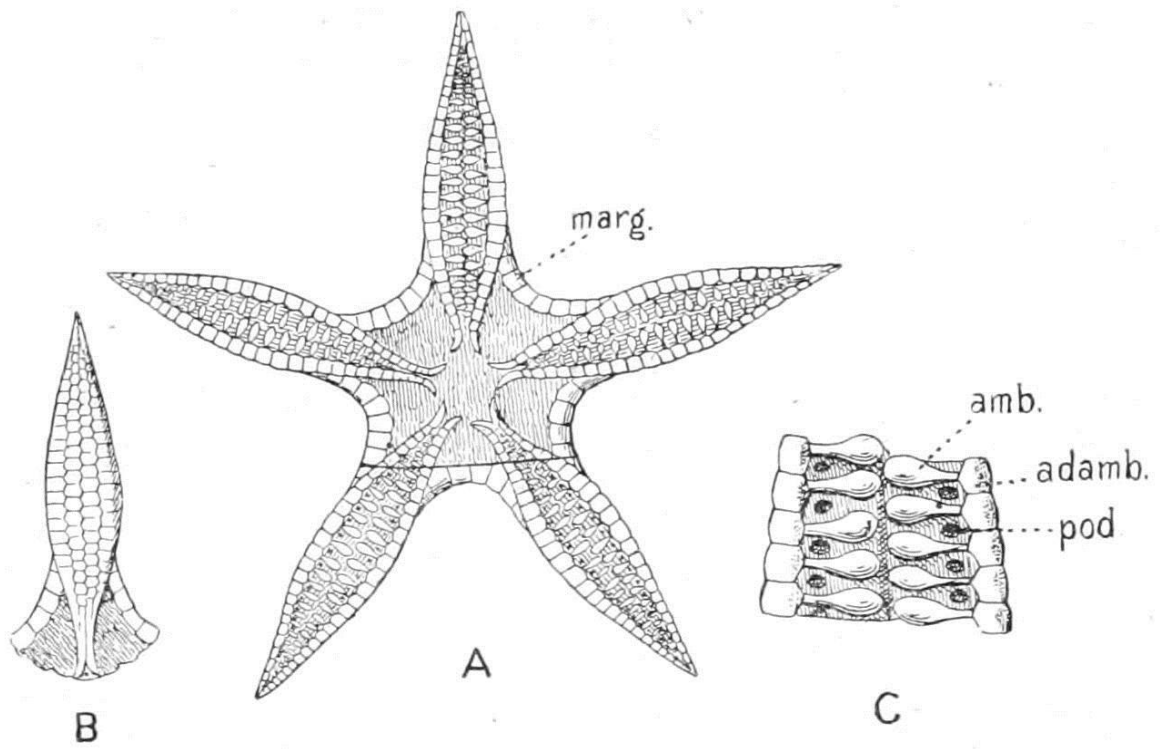
[back](#)



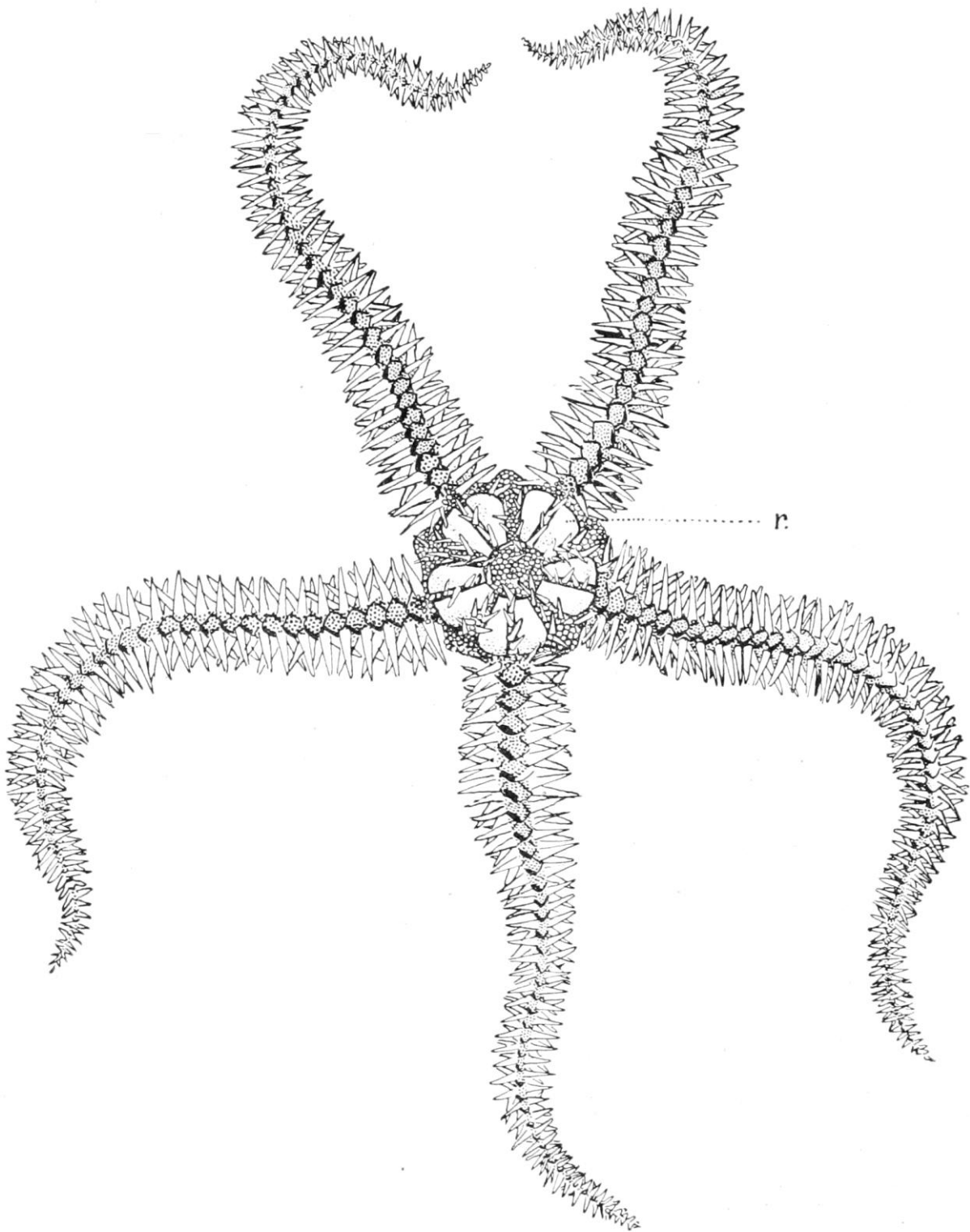
[back](#)



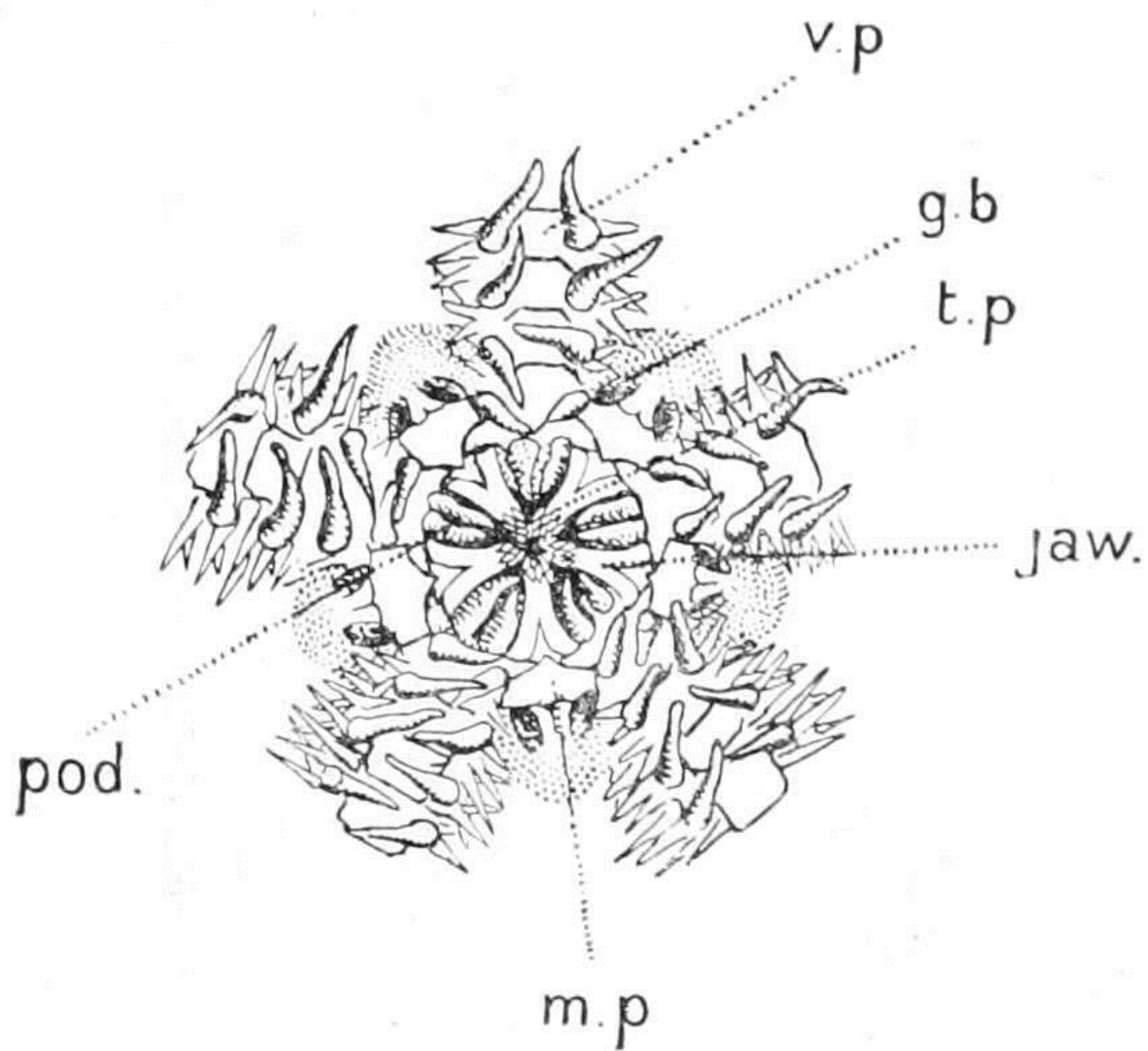
[back](#)



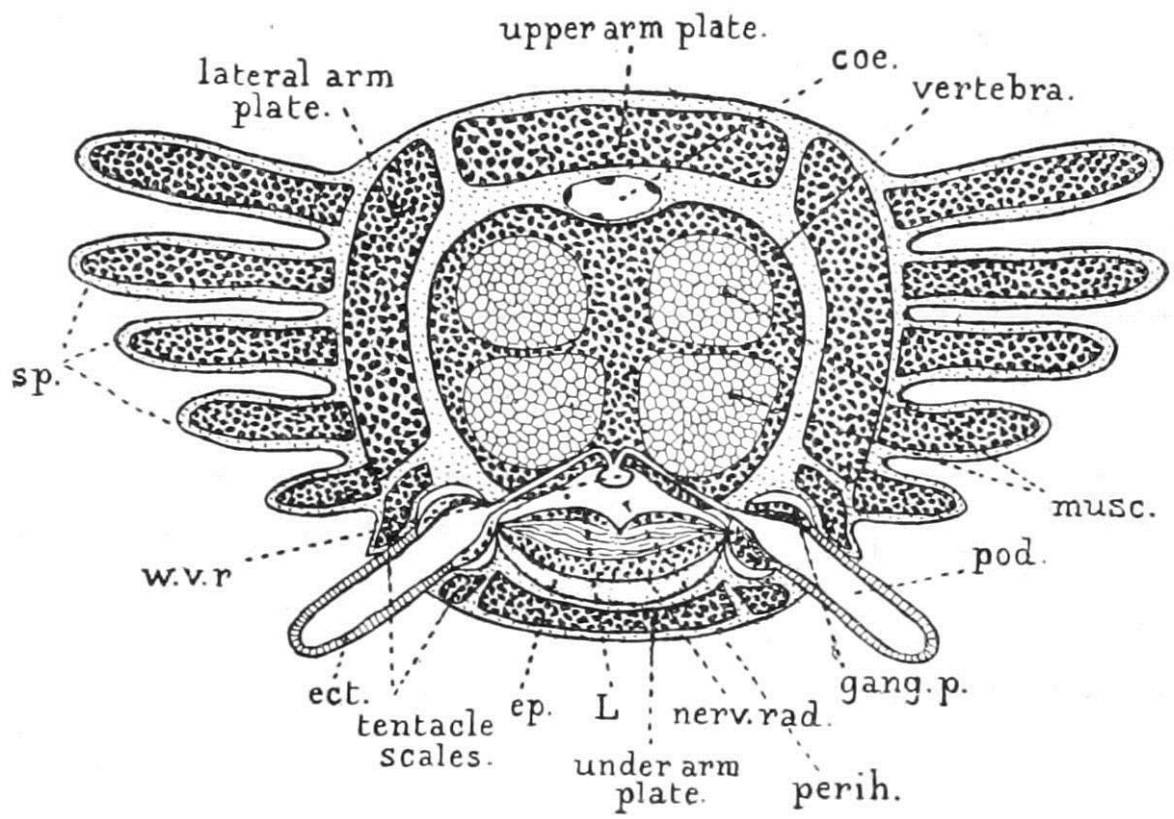
[back](#)



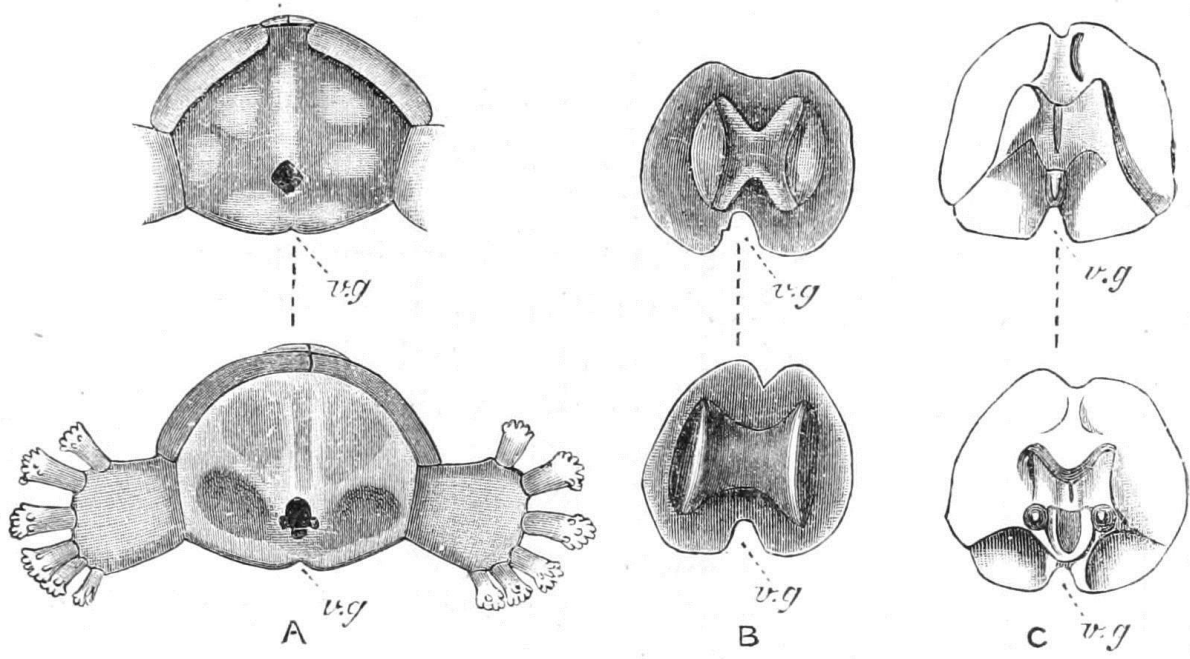
[back](#)



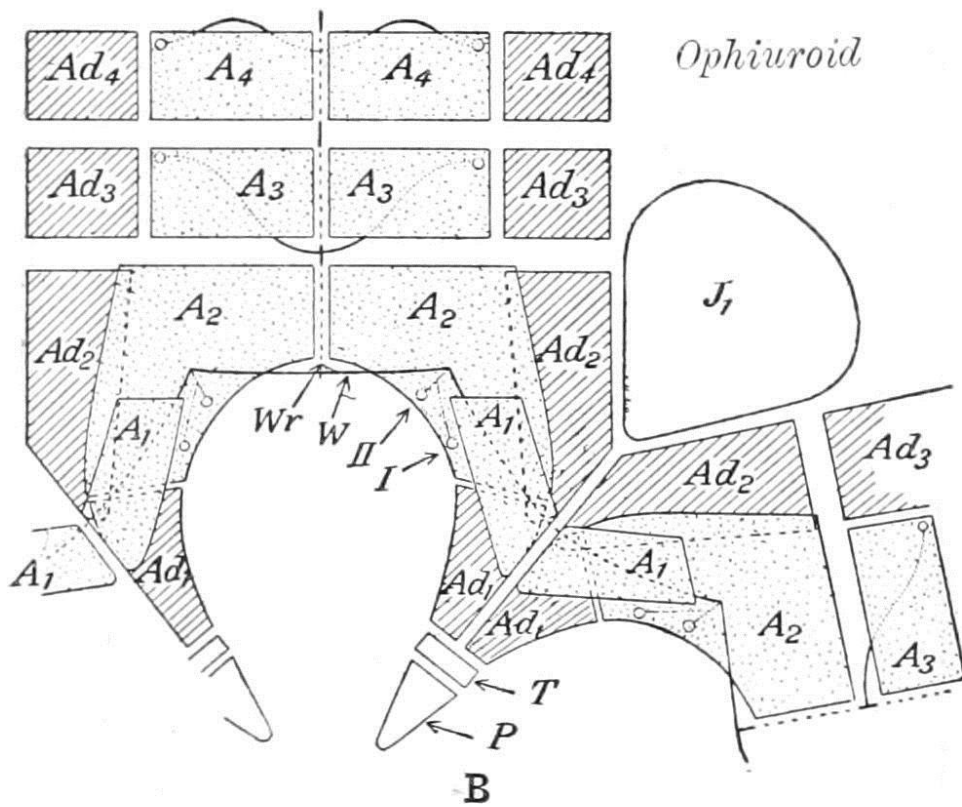
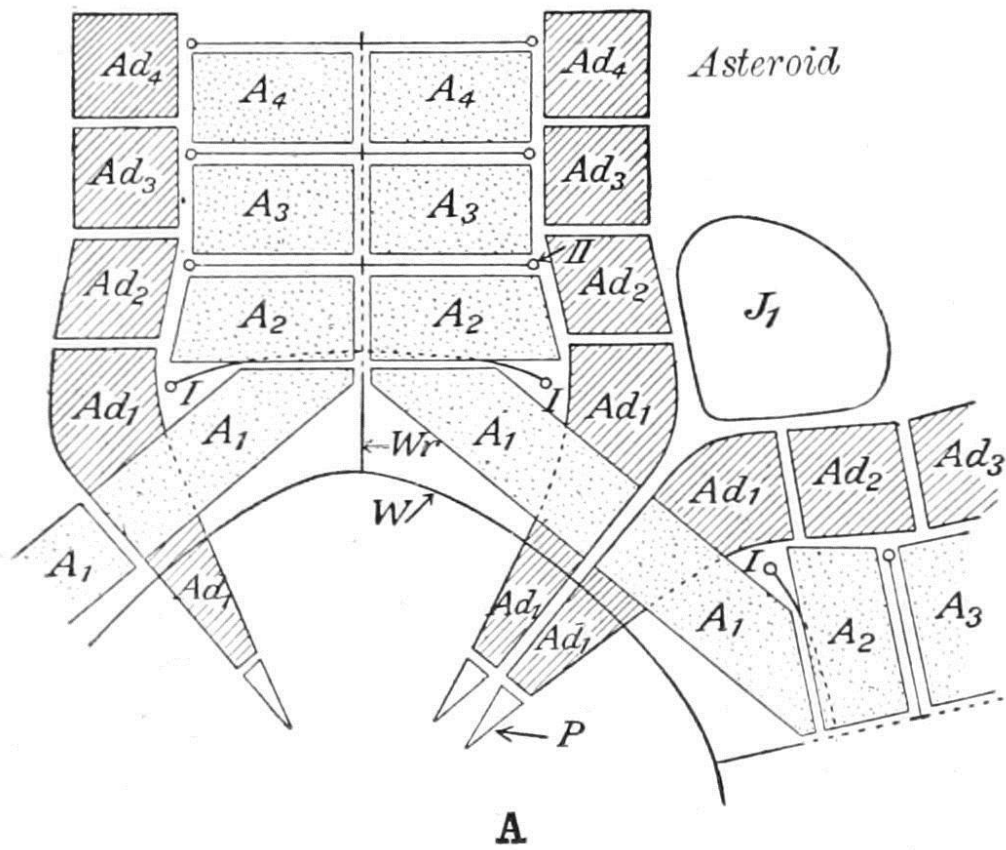
[back](#)



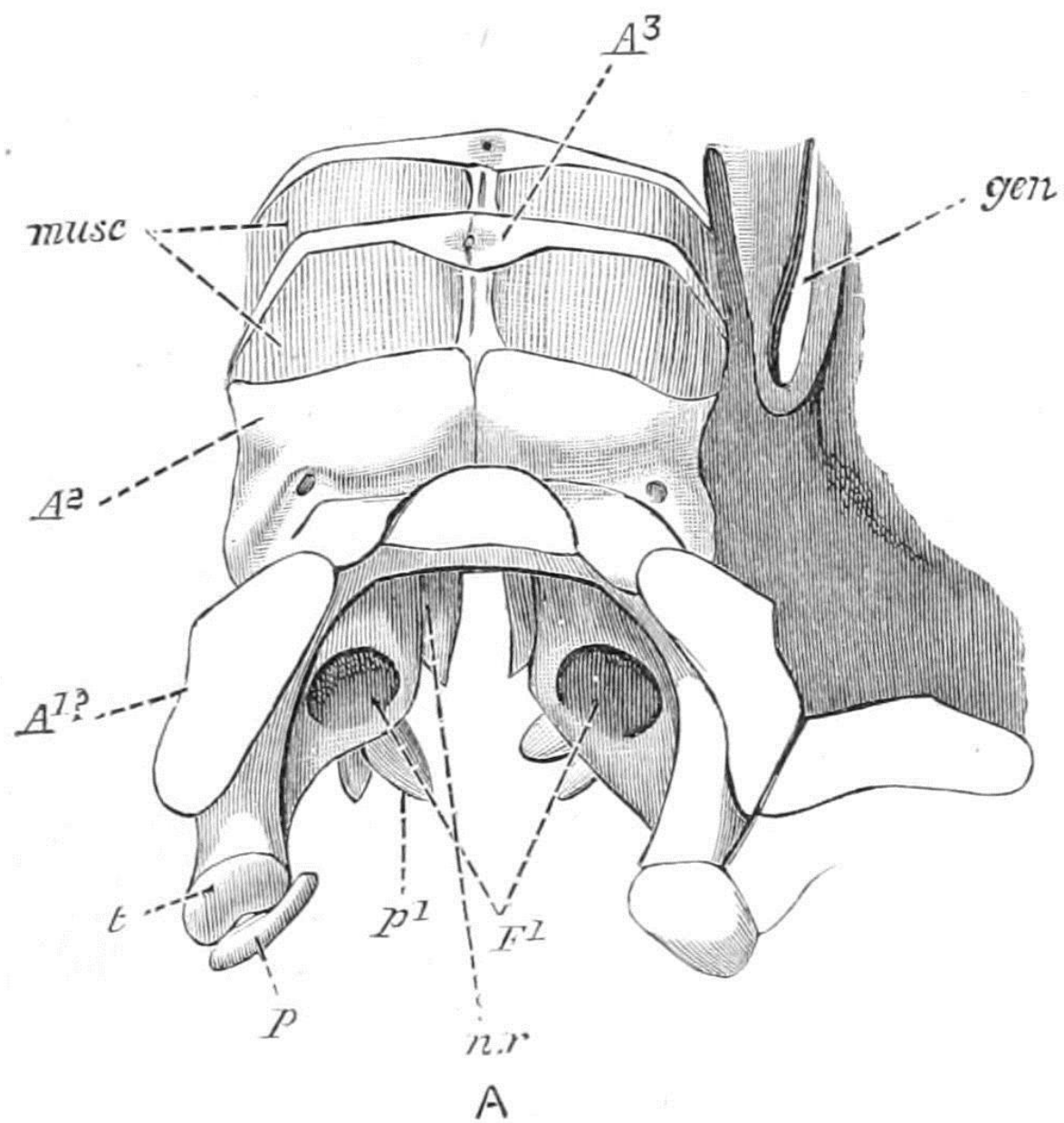
[back](#)



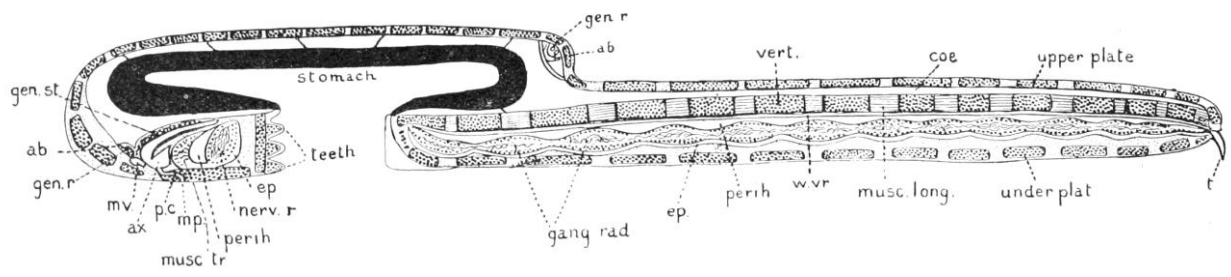
[back](#)



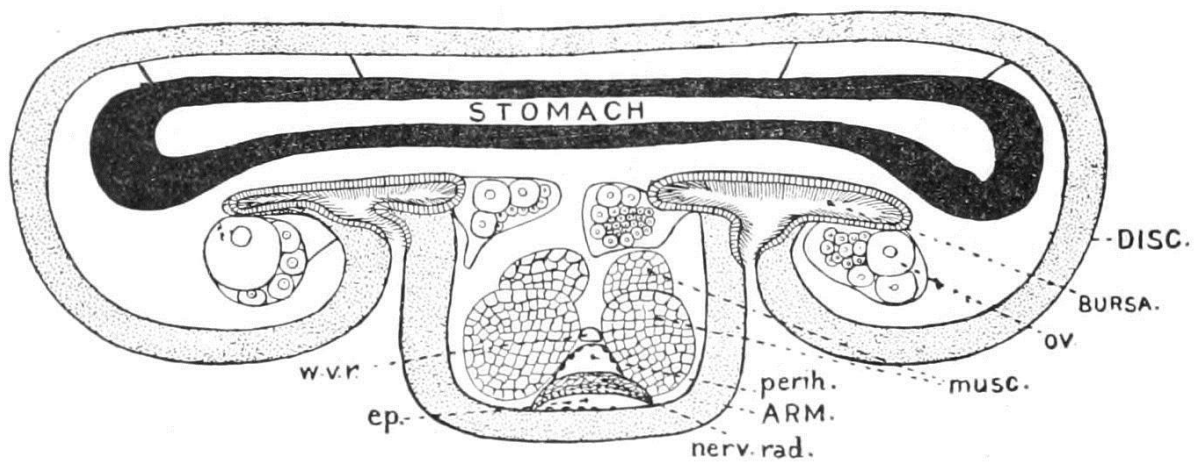
[back](#)



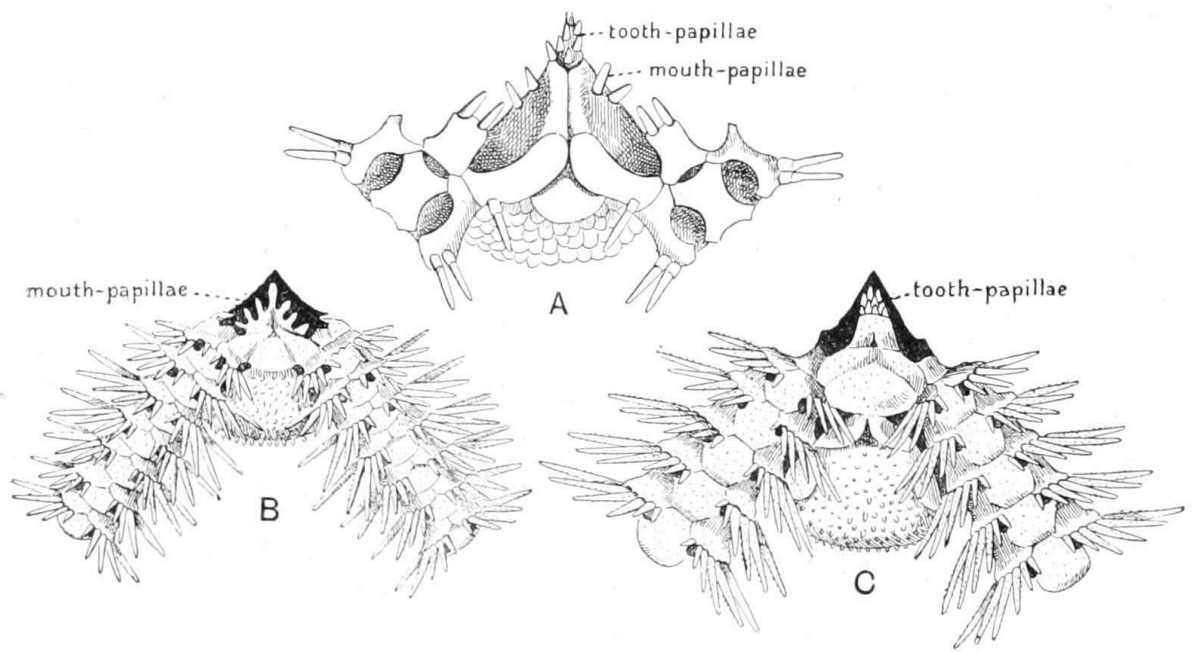
[back](#)



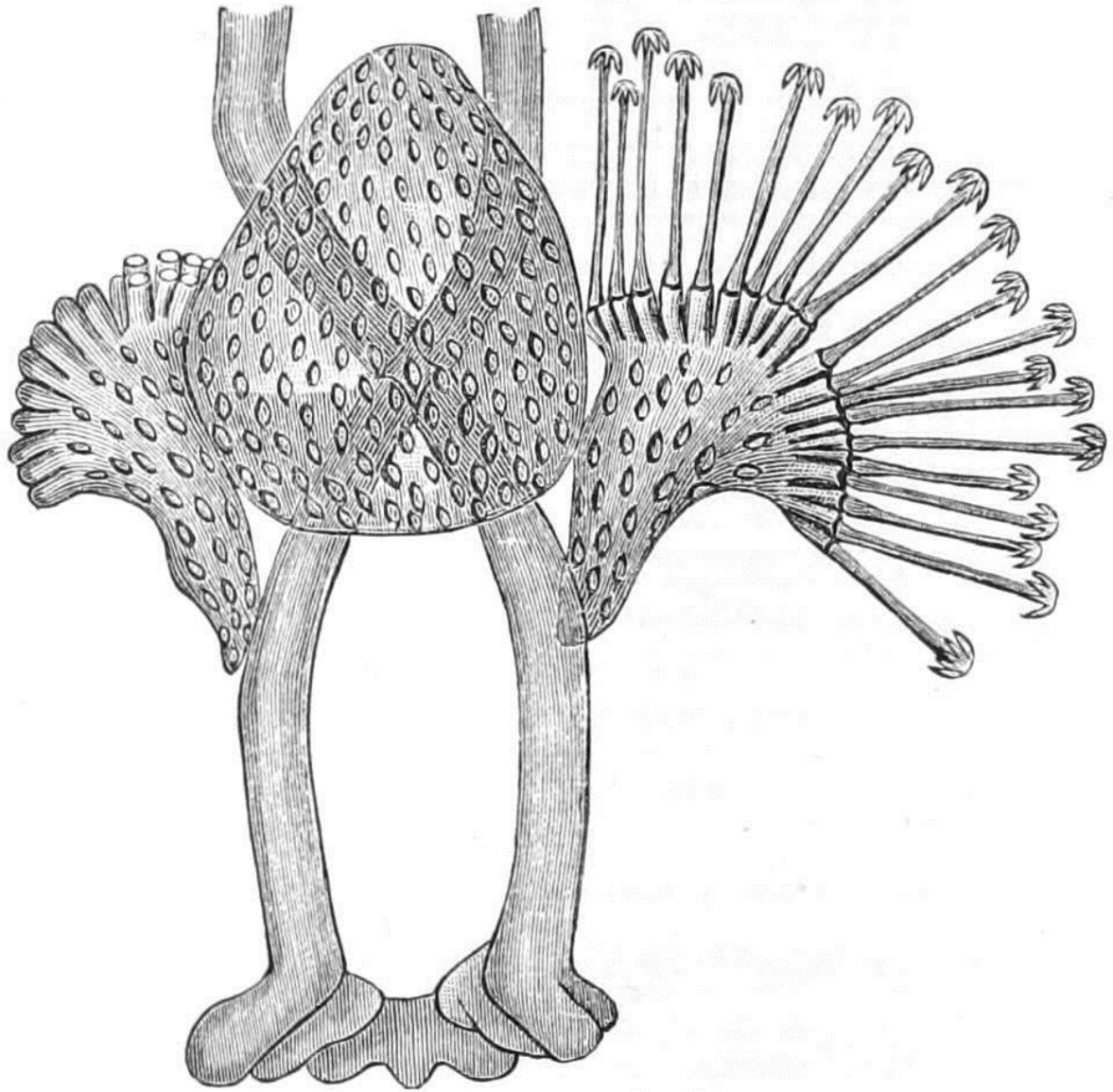
[back](#)



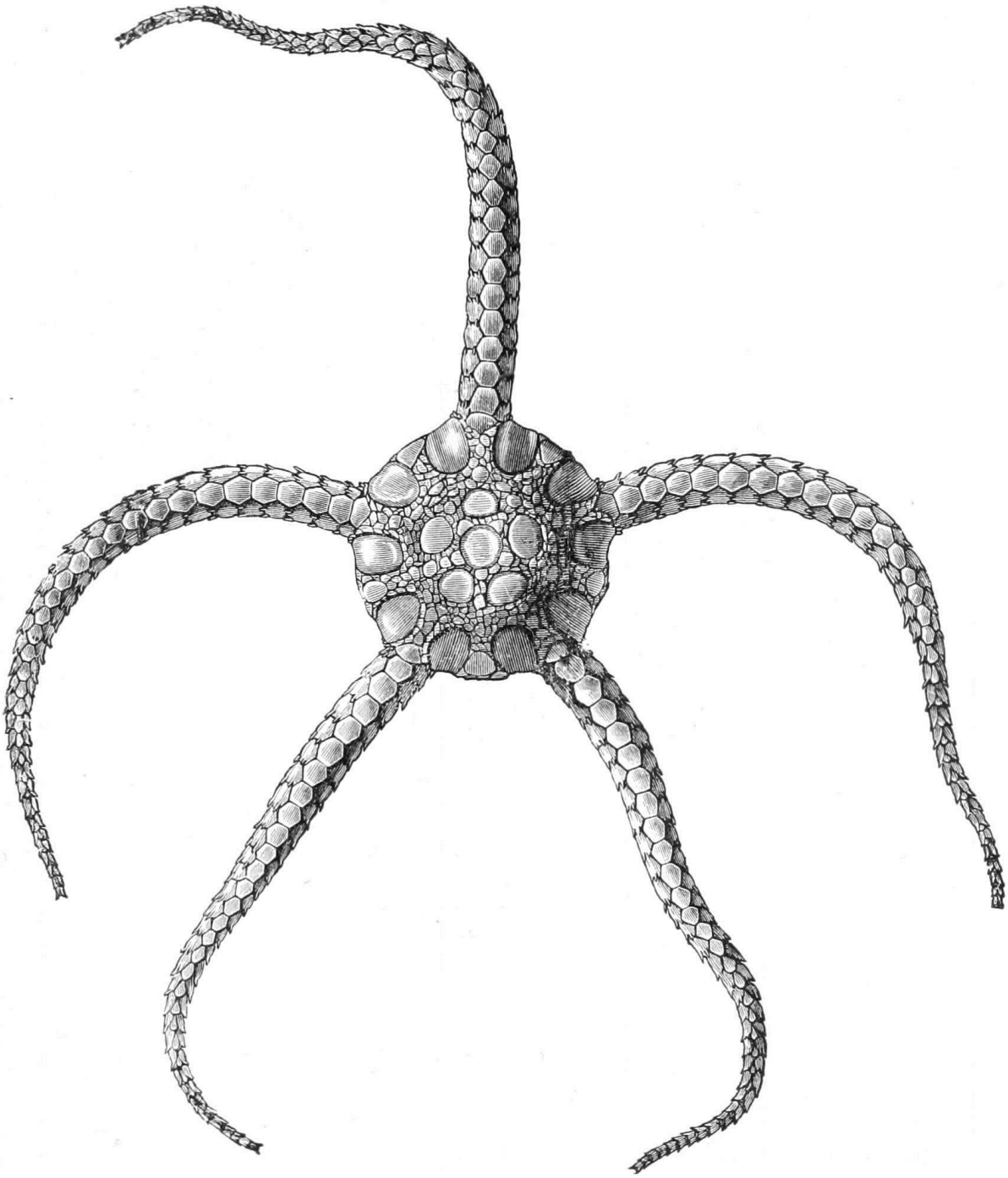
[back](#)



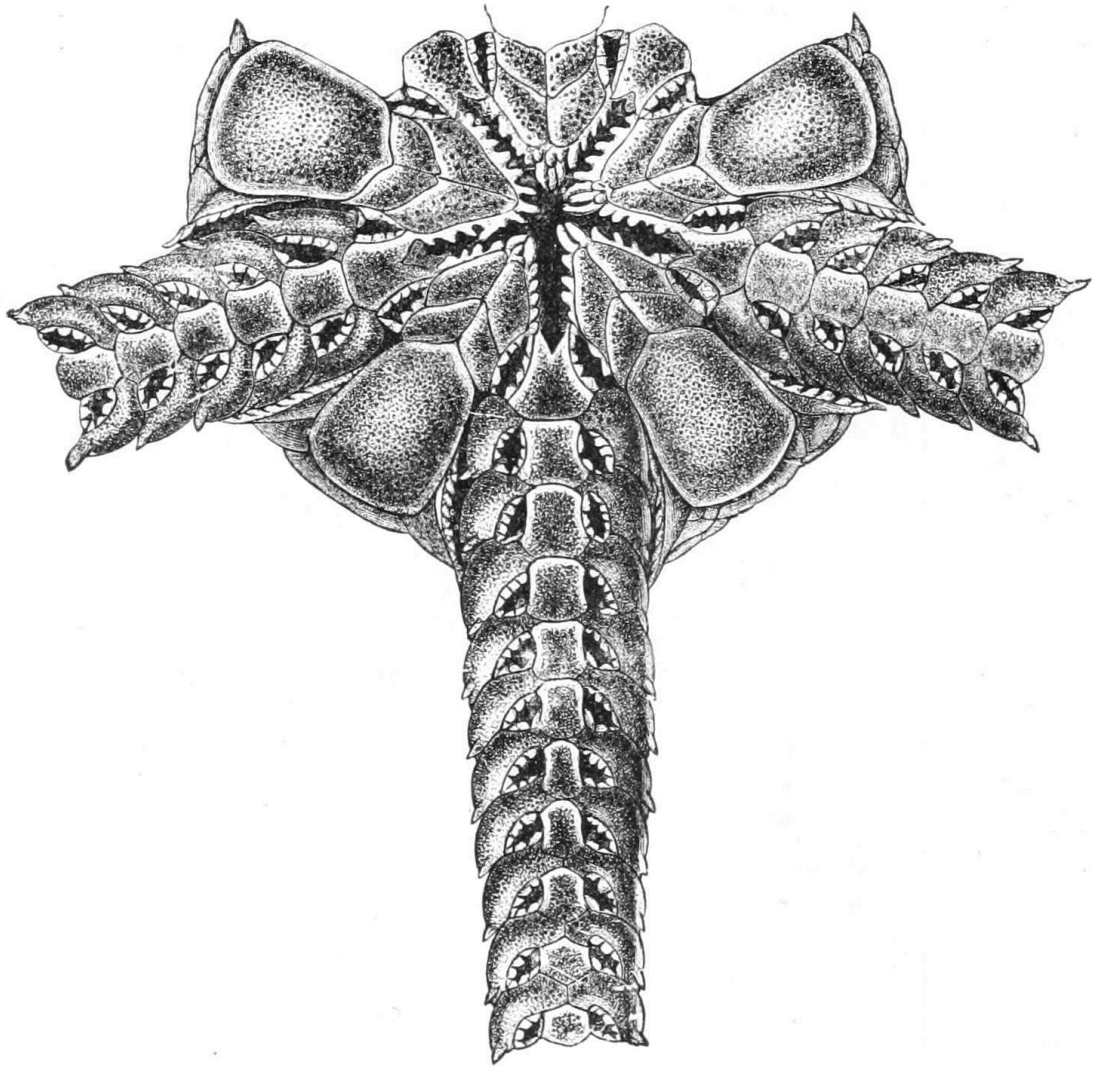
[back](#)



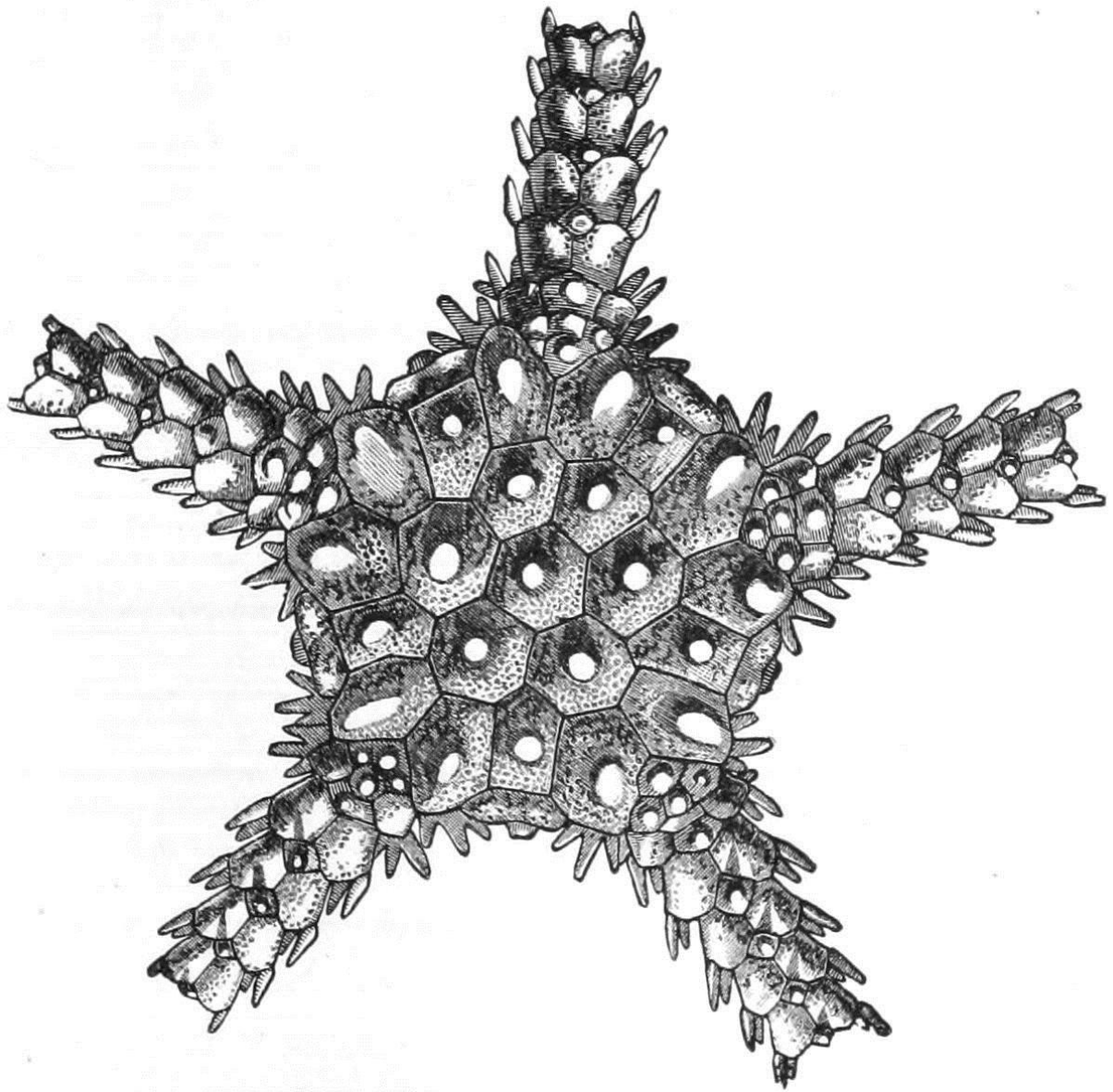
[back](#)



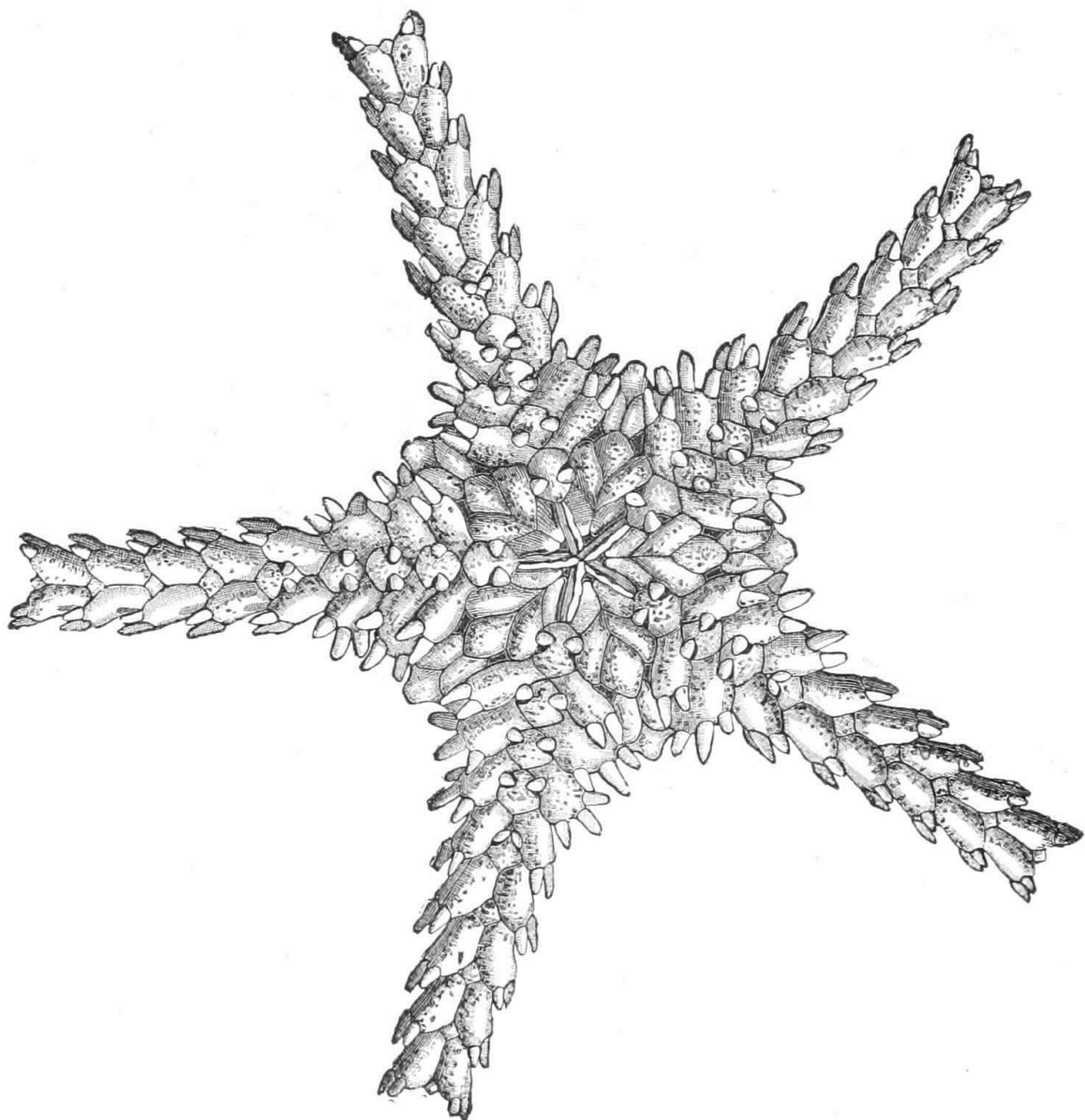
[back](#)



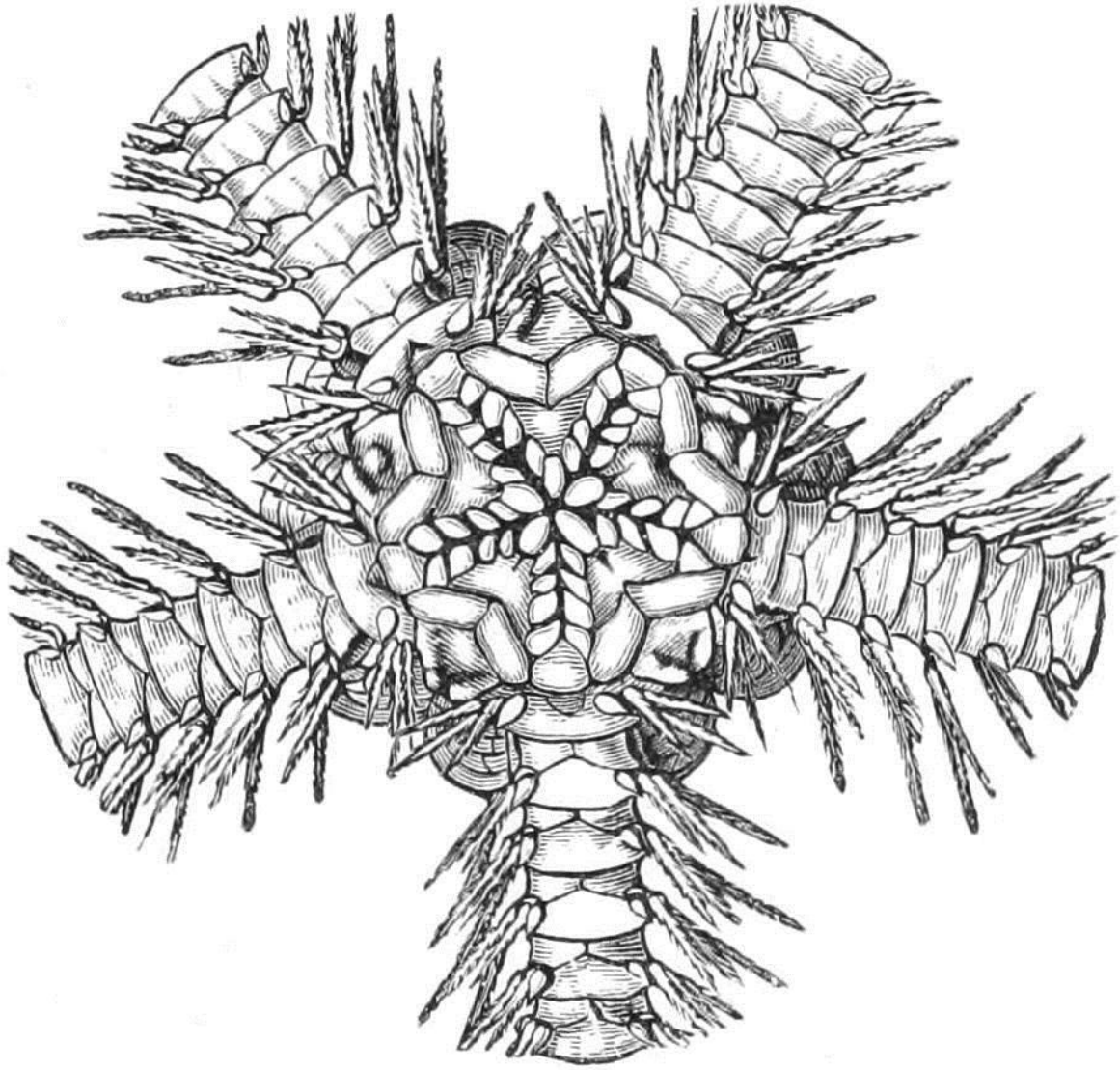
[back](#)



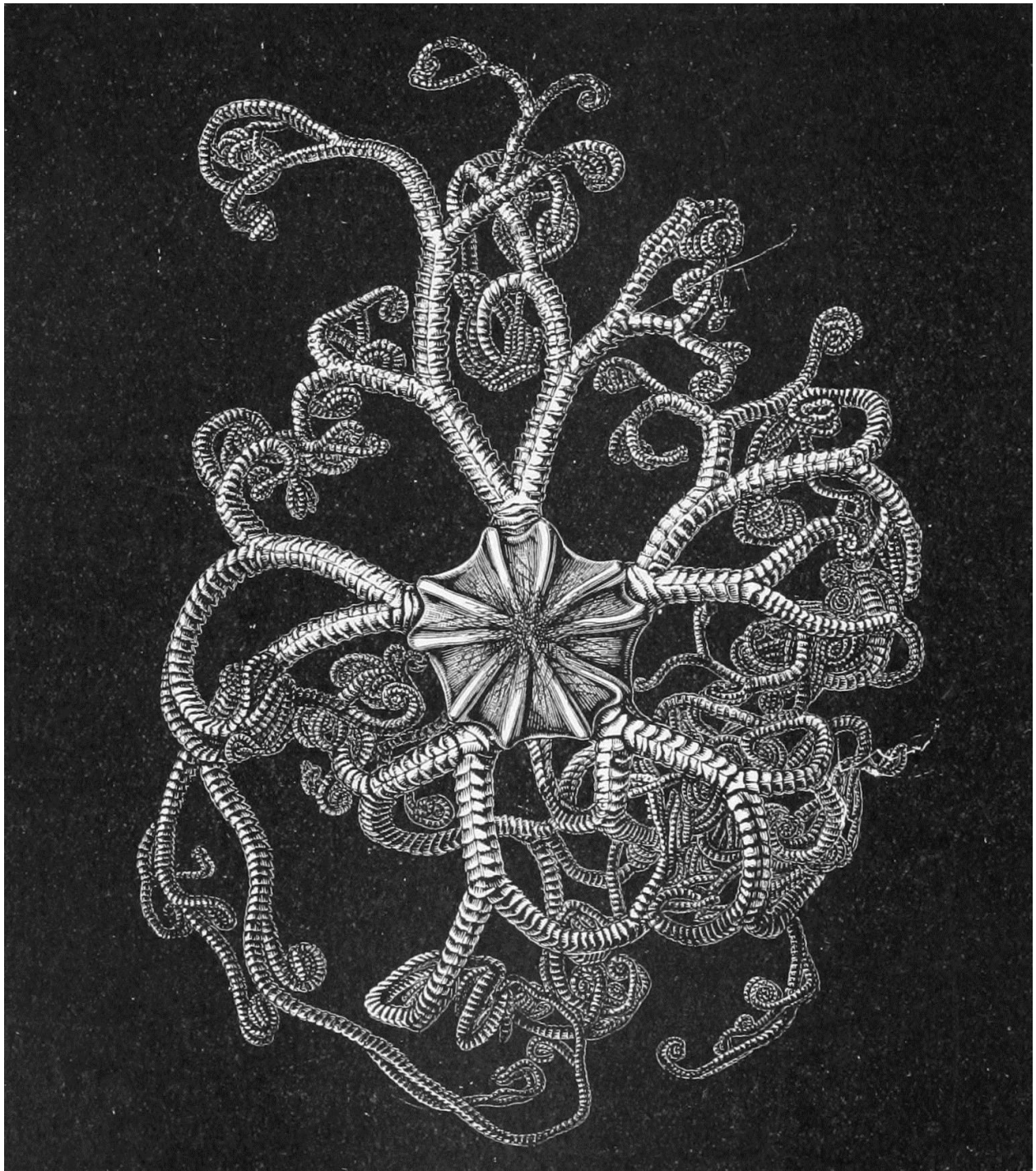
[back](#)



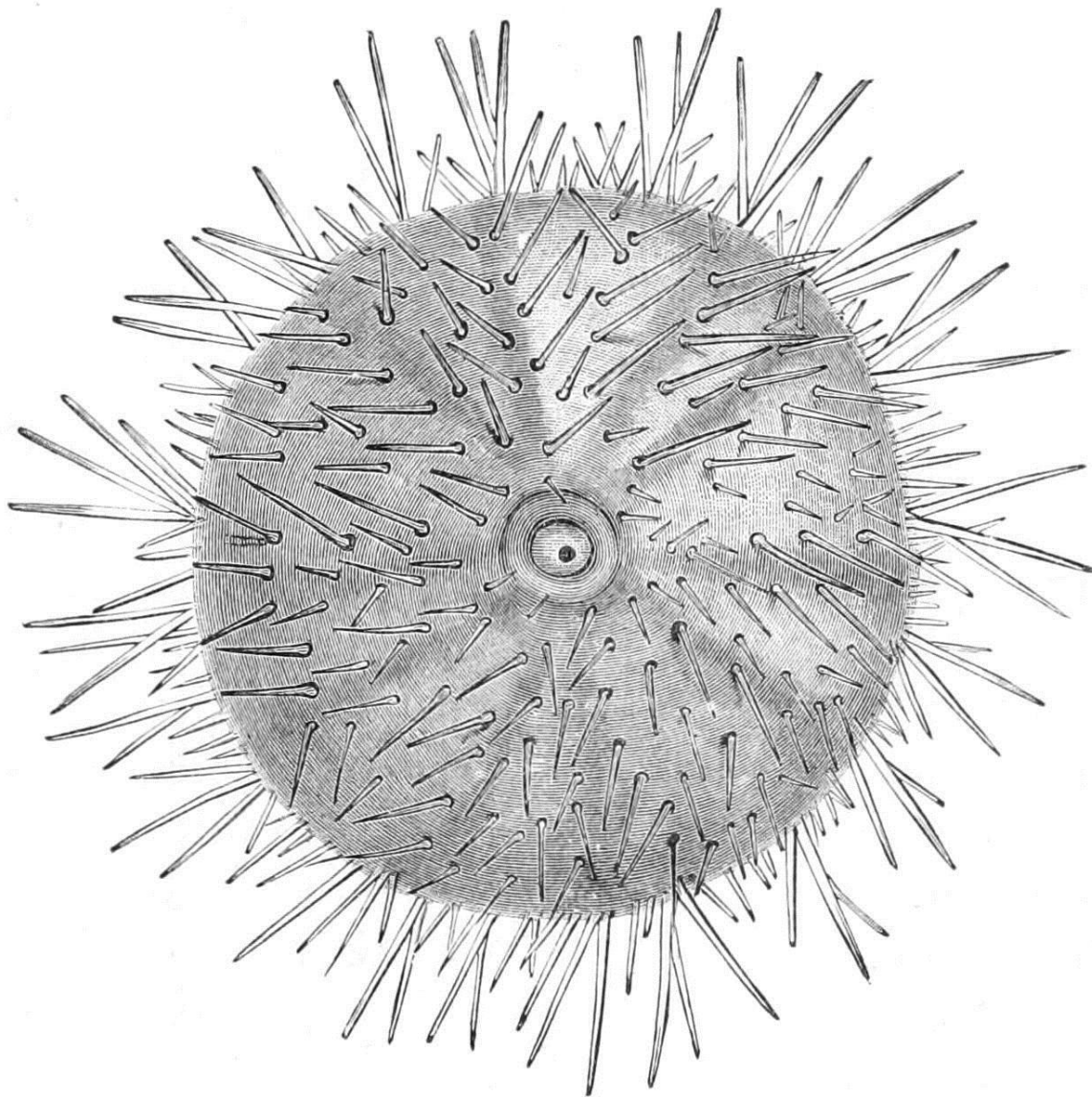
[back](#)



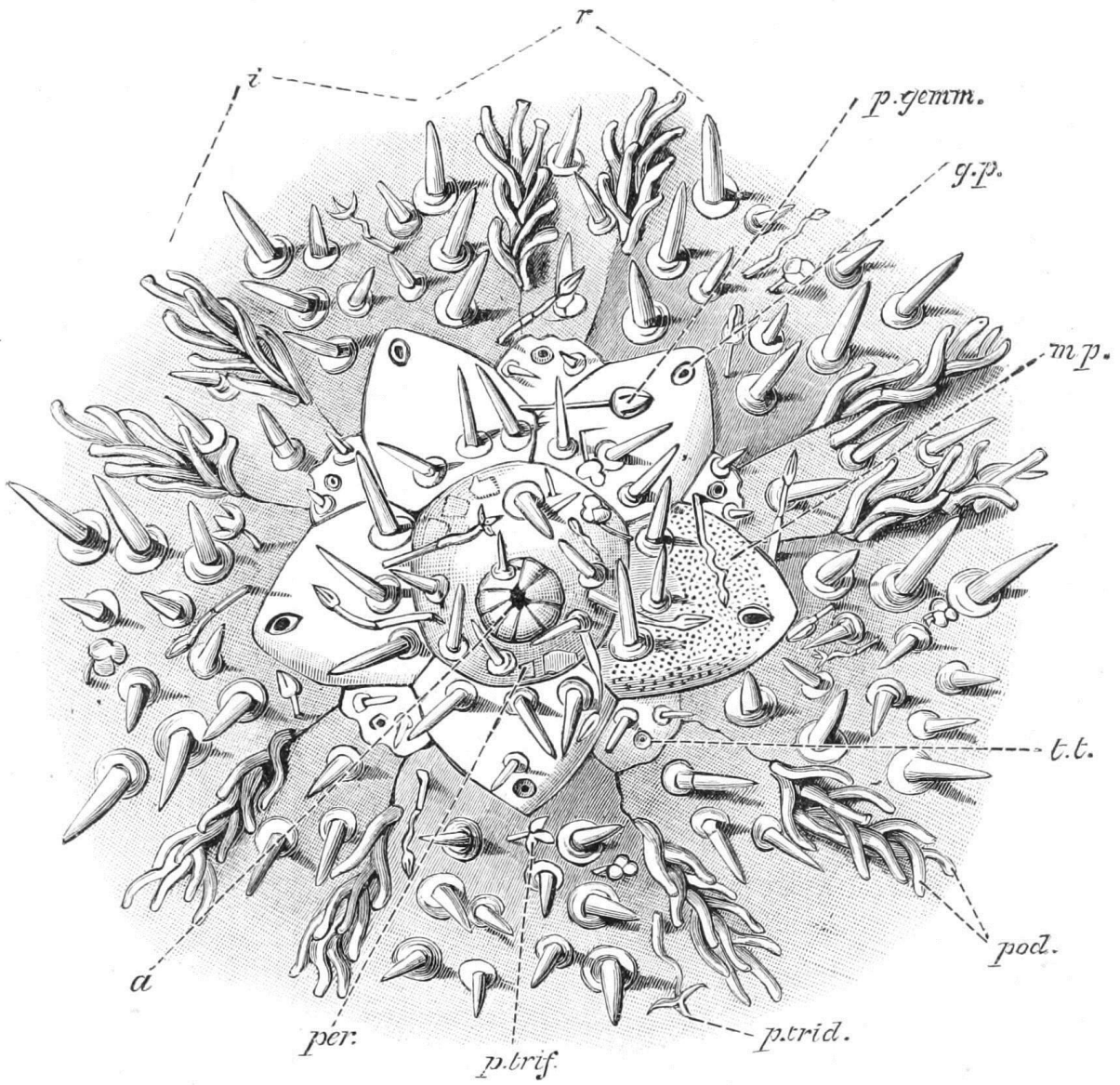
[back](#)



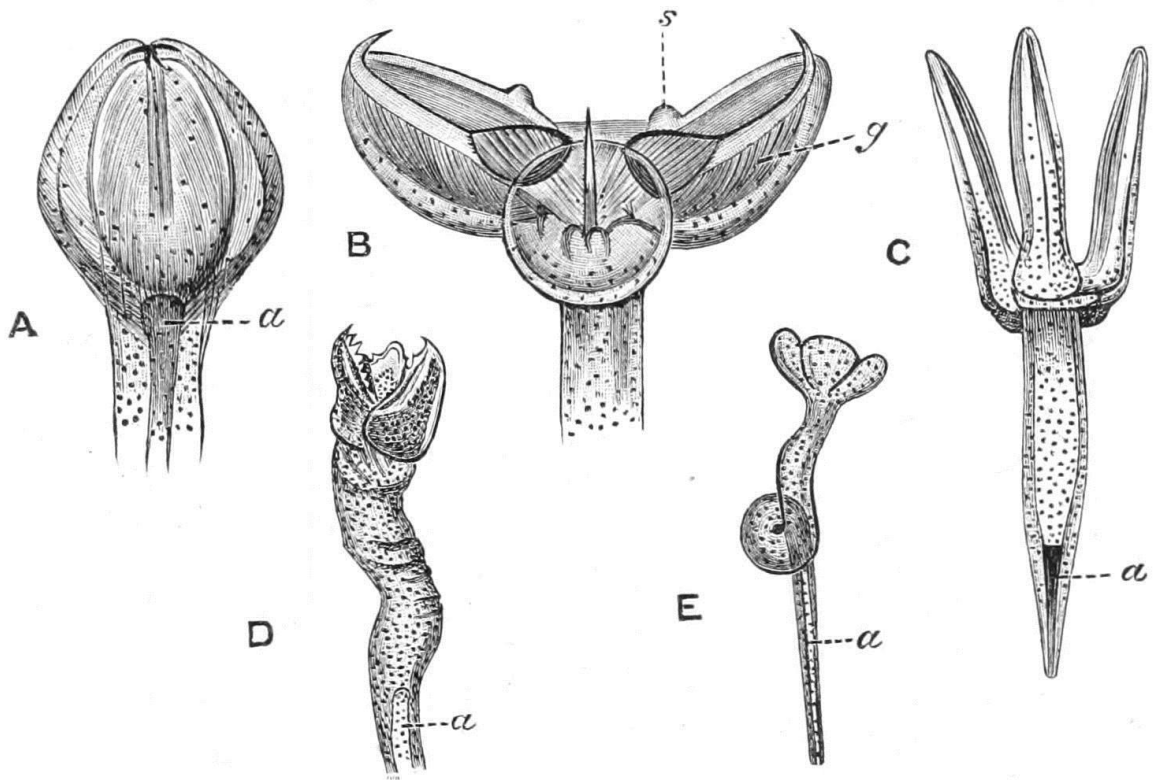
[back](#)



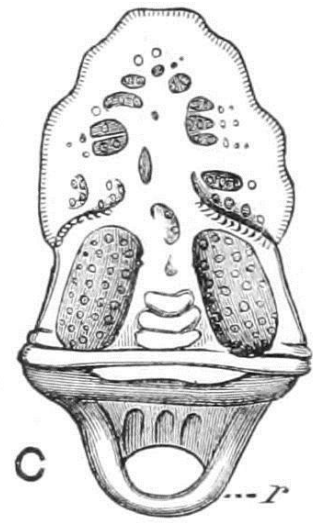
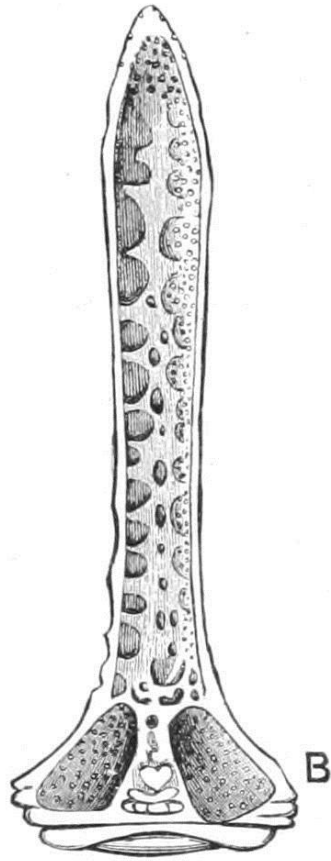
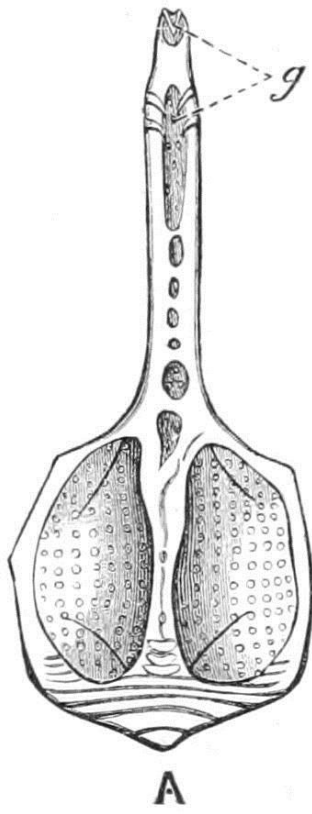
[back](#)



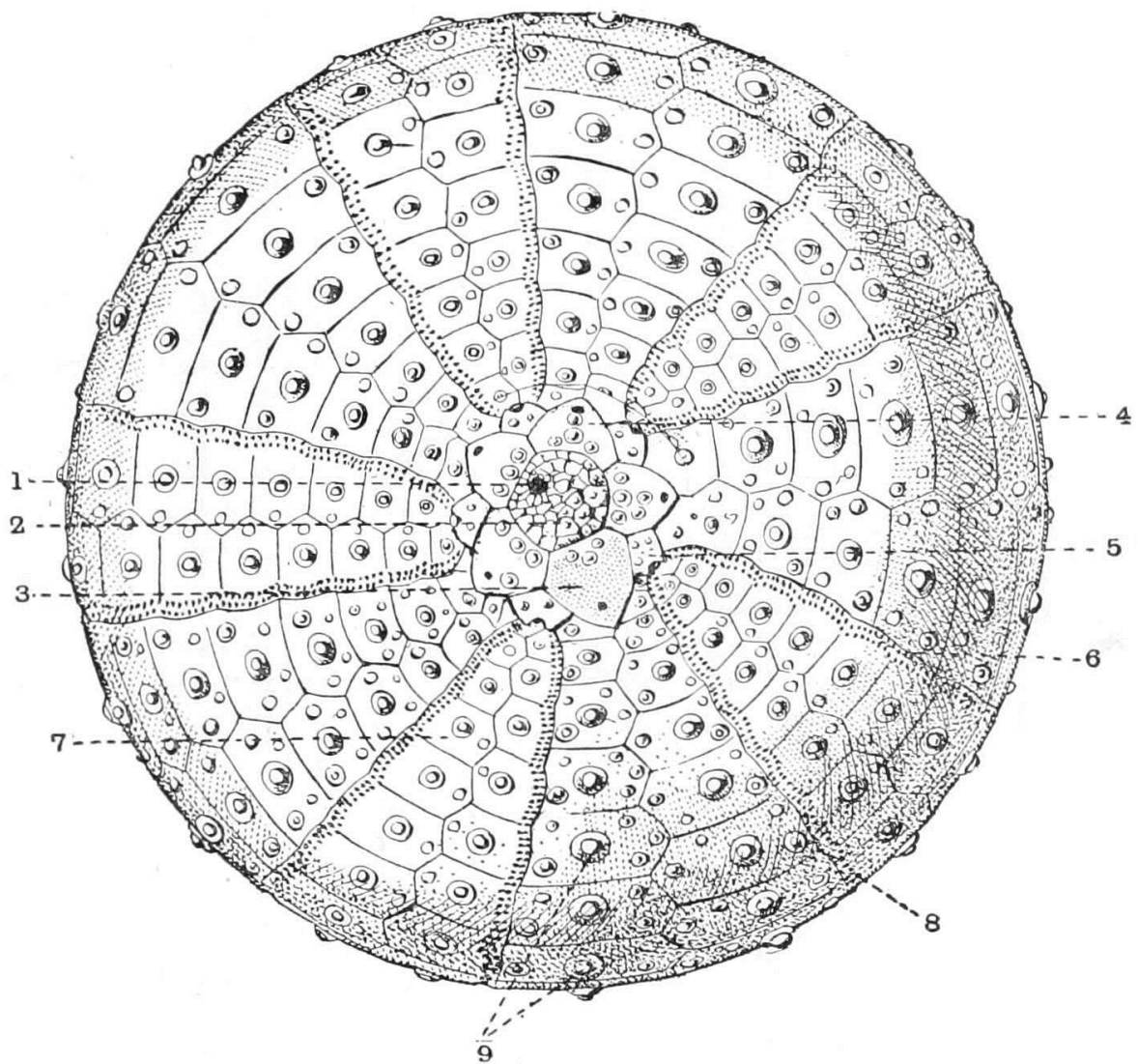
[back](#)



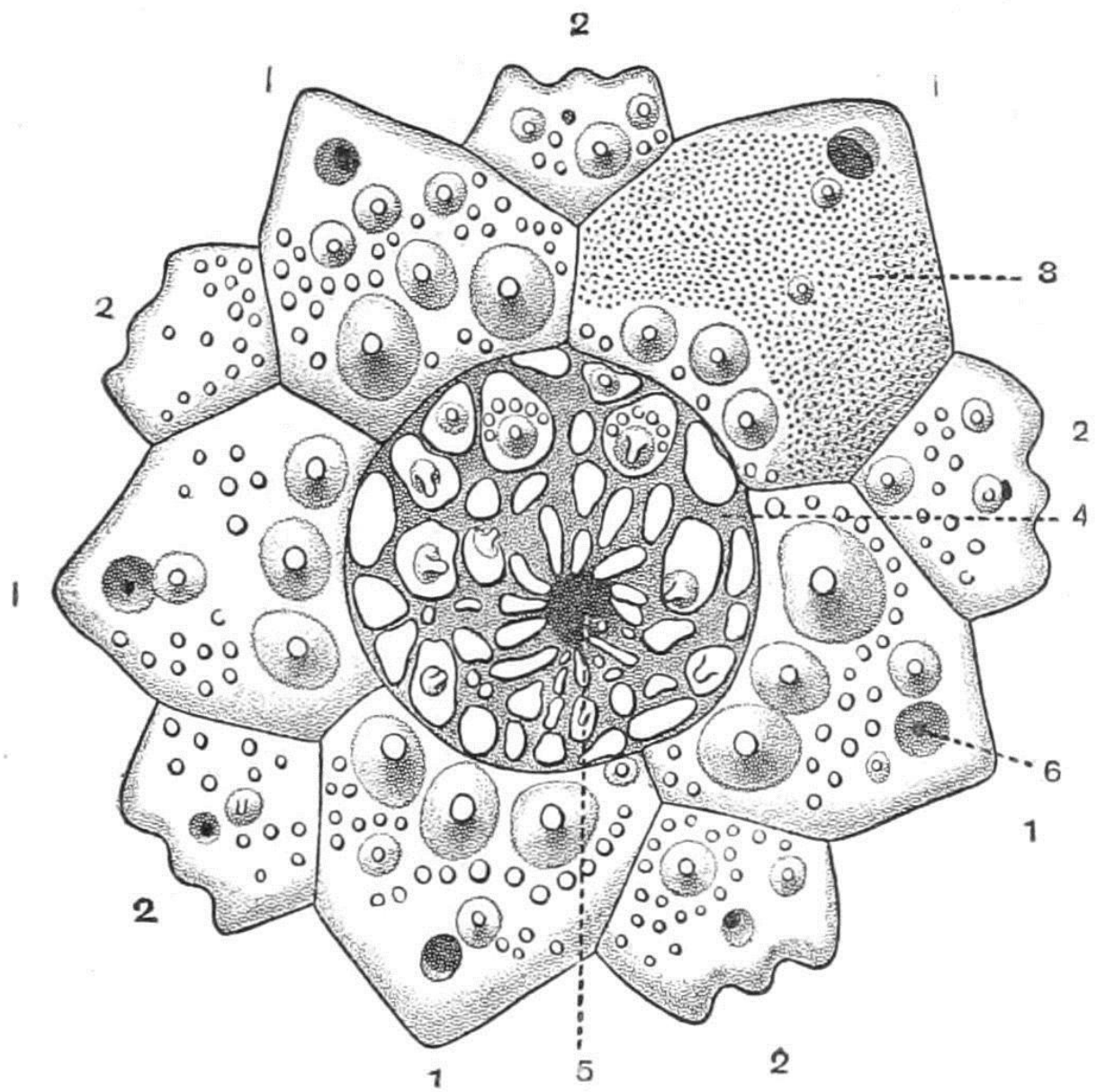
[back](#)



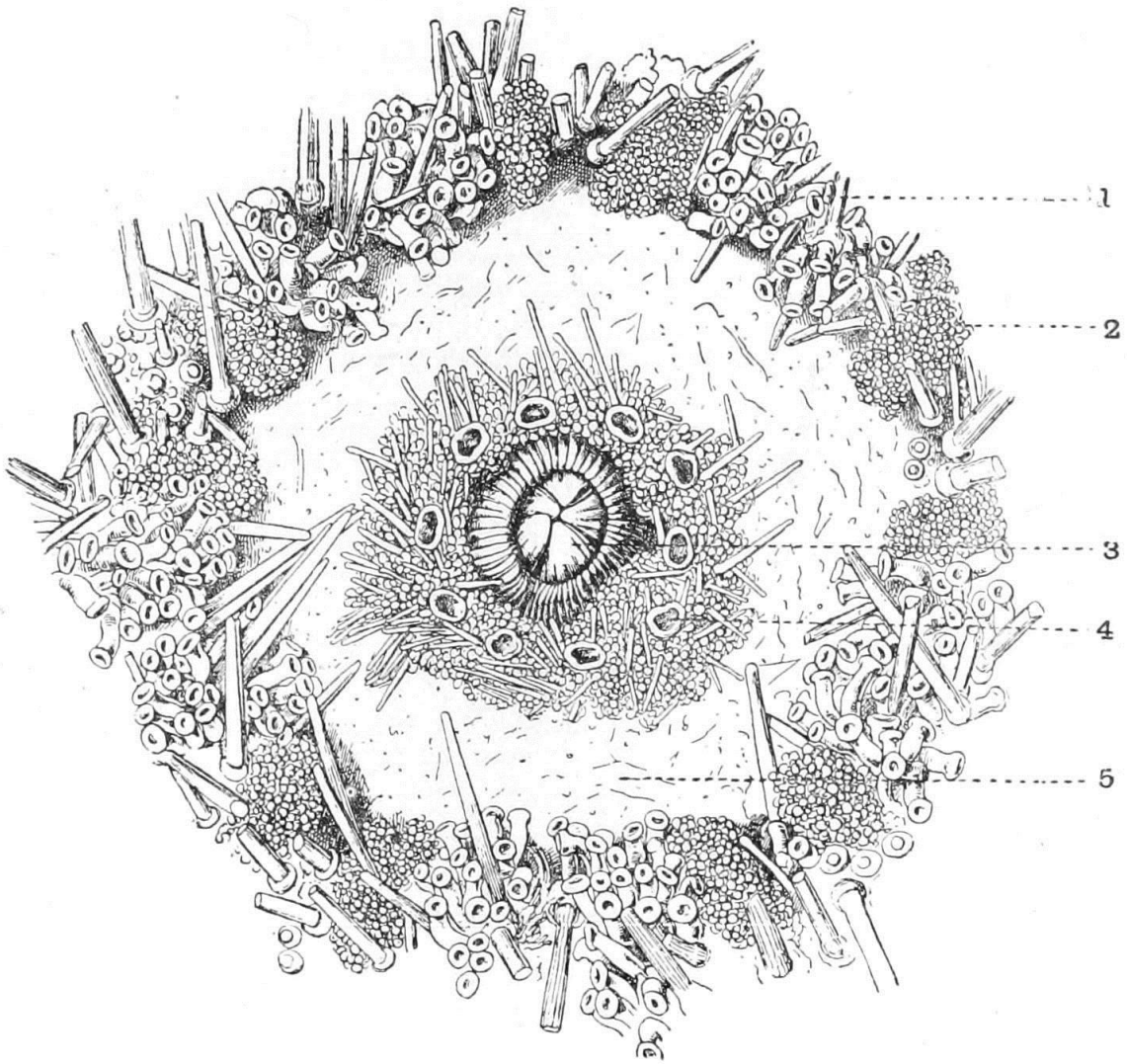
[back](#)



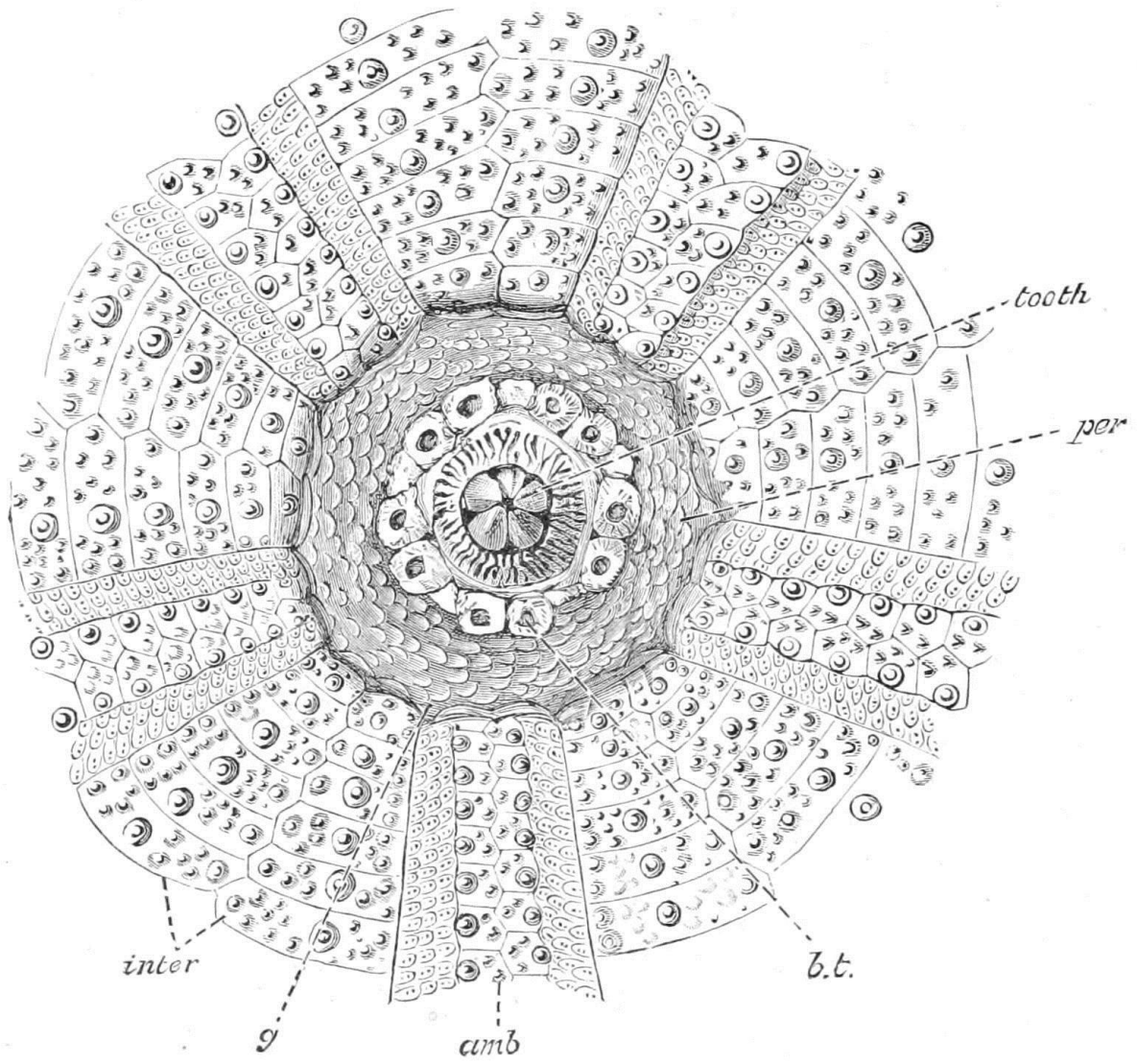
[back](#)

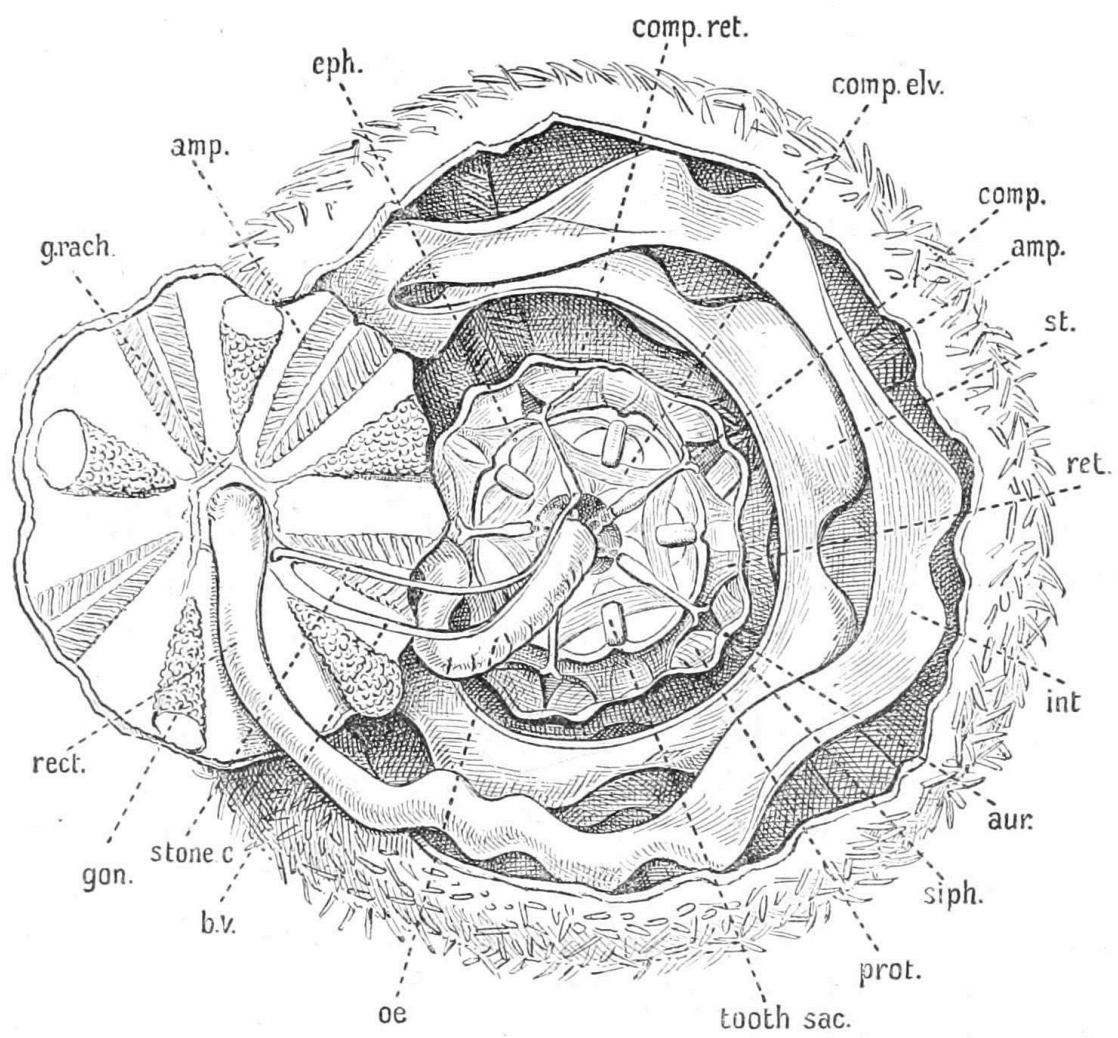


[back](#)

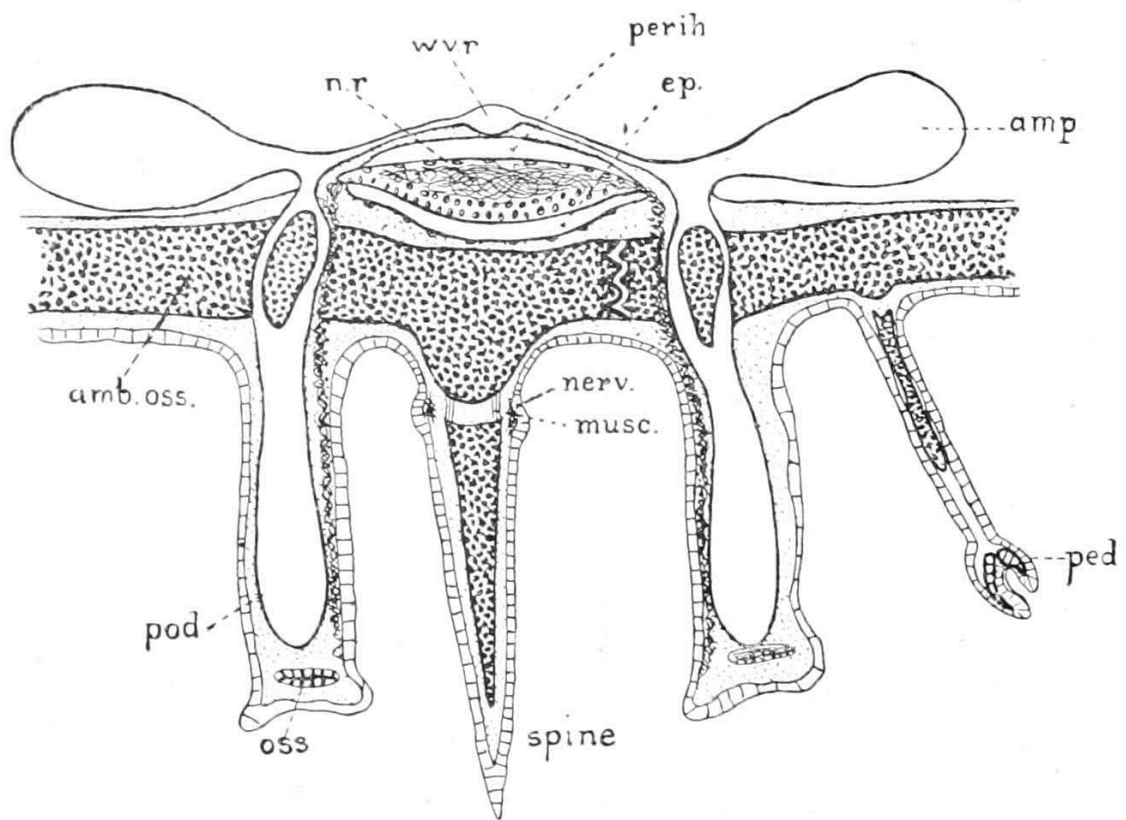


[back](#)

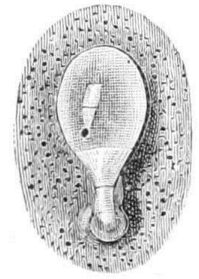
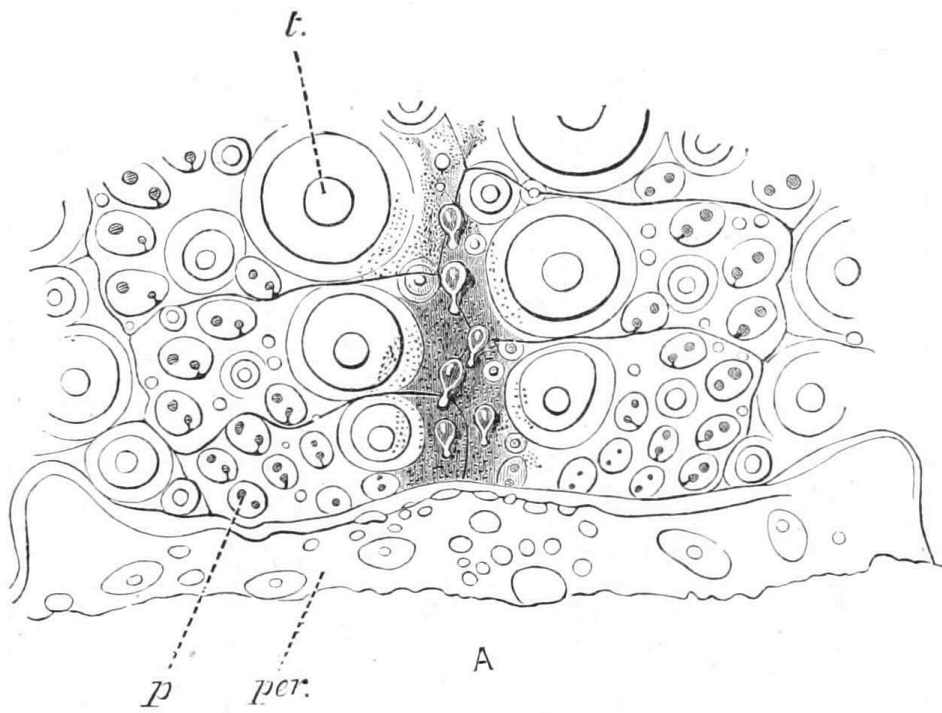




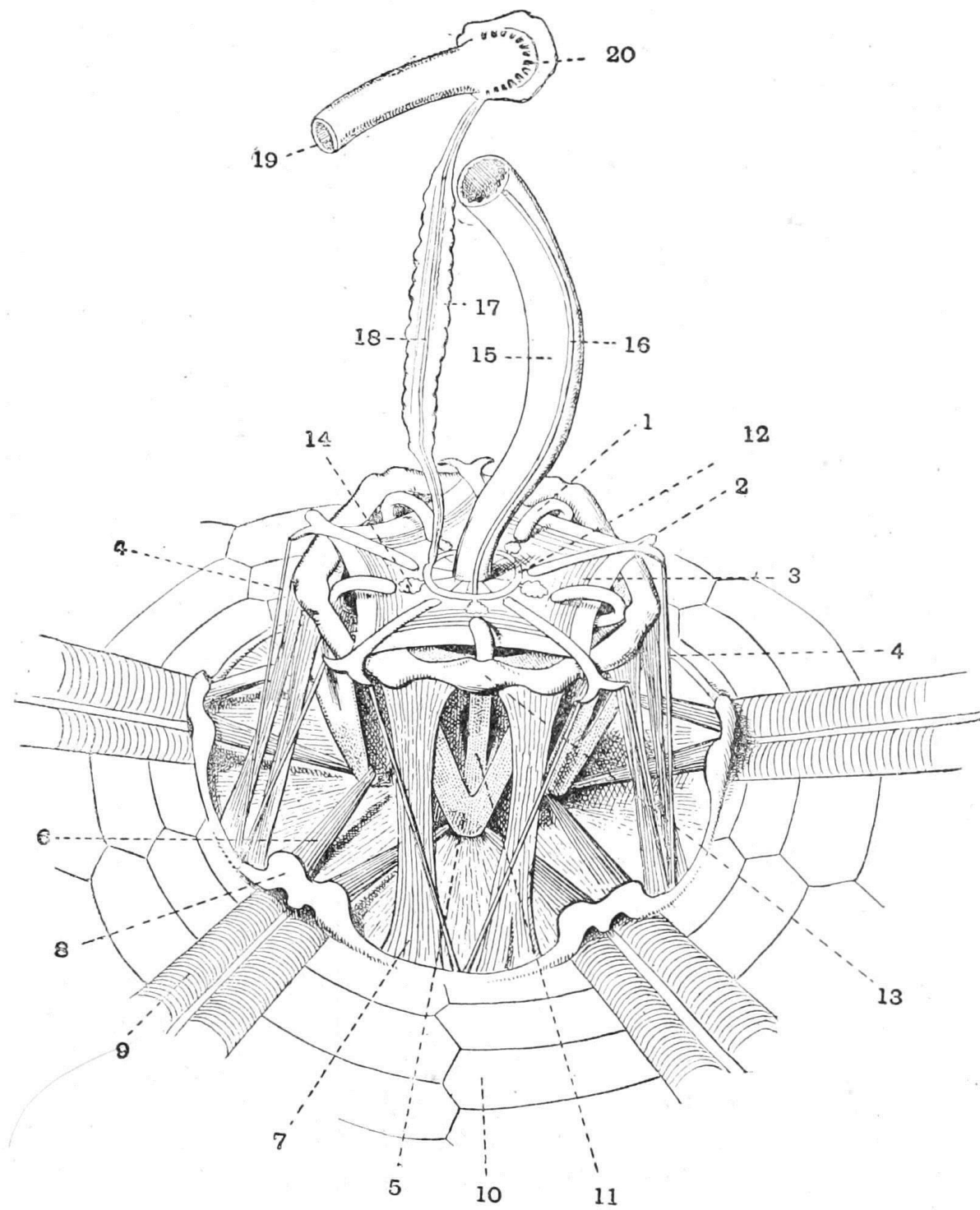
[back](#)



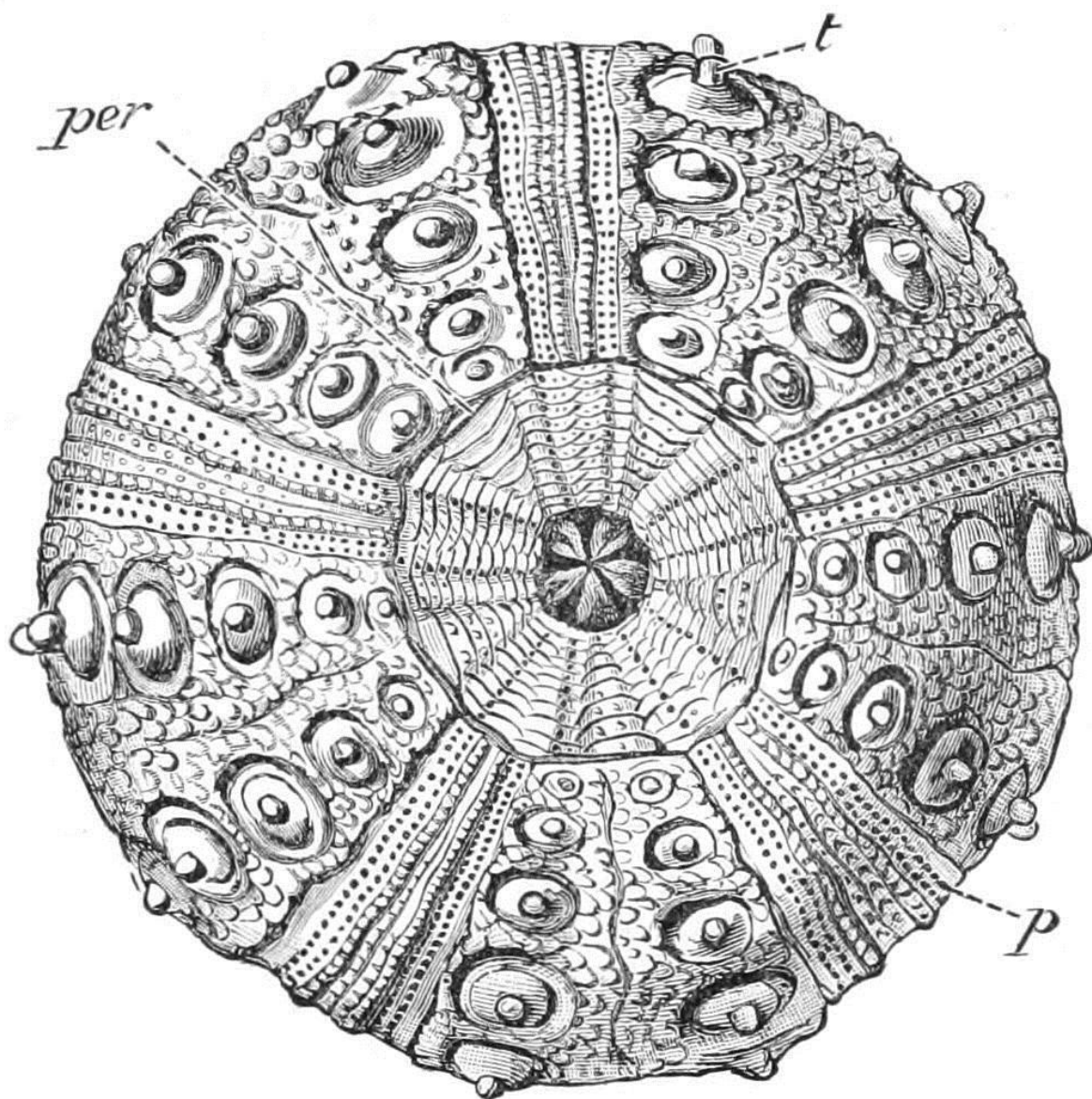
[back](#)



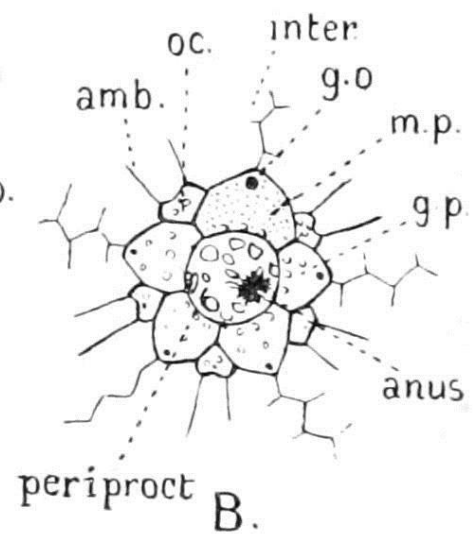
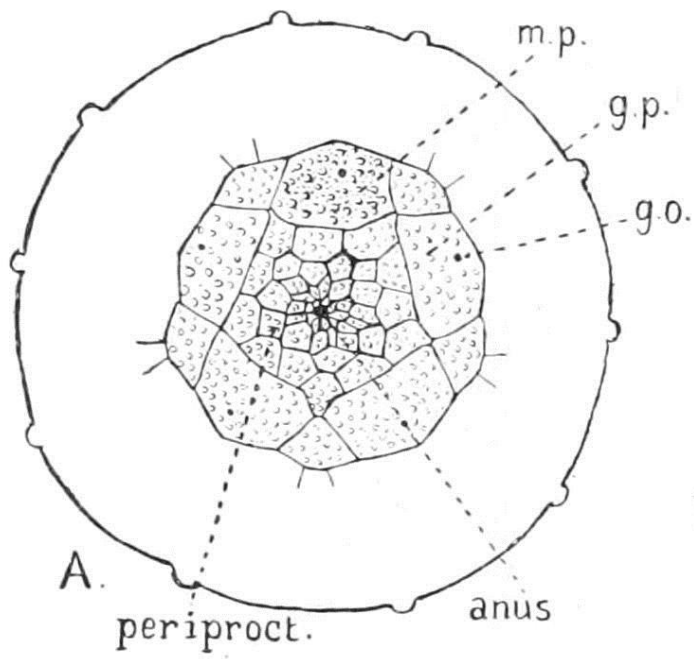
[back](#)



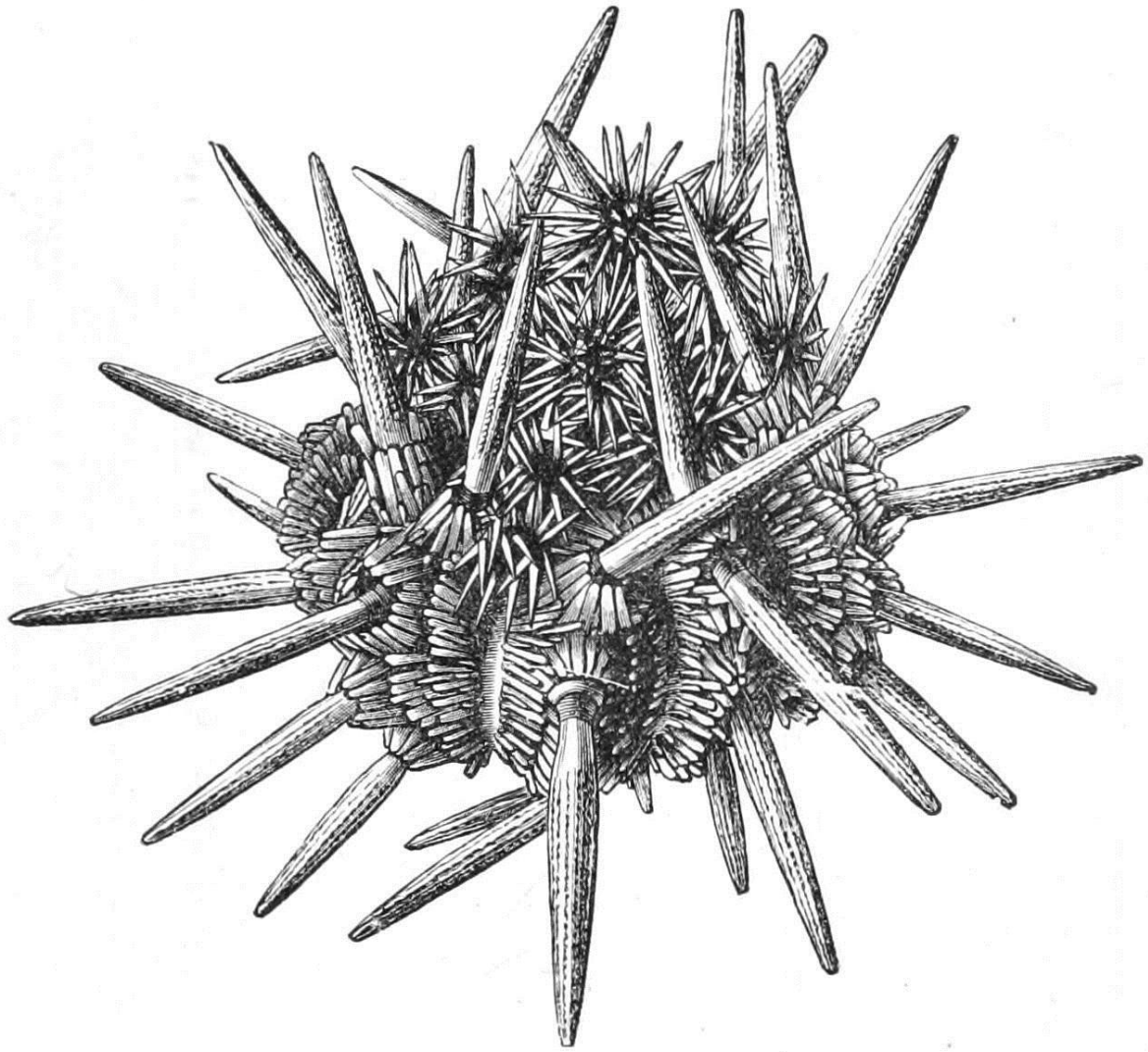
[back](#)



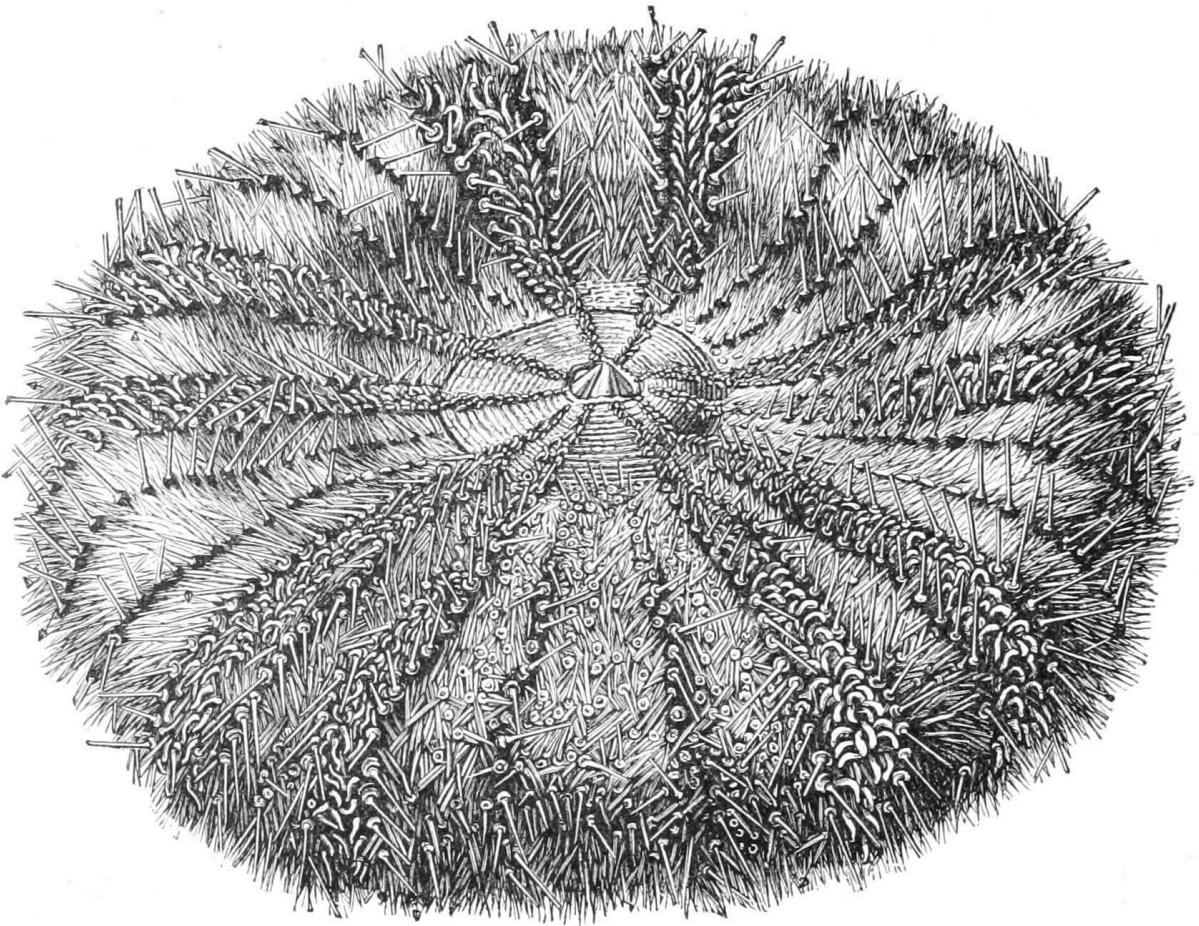
[back](#)



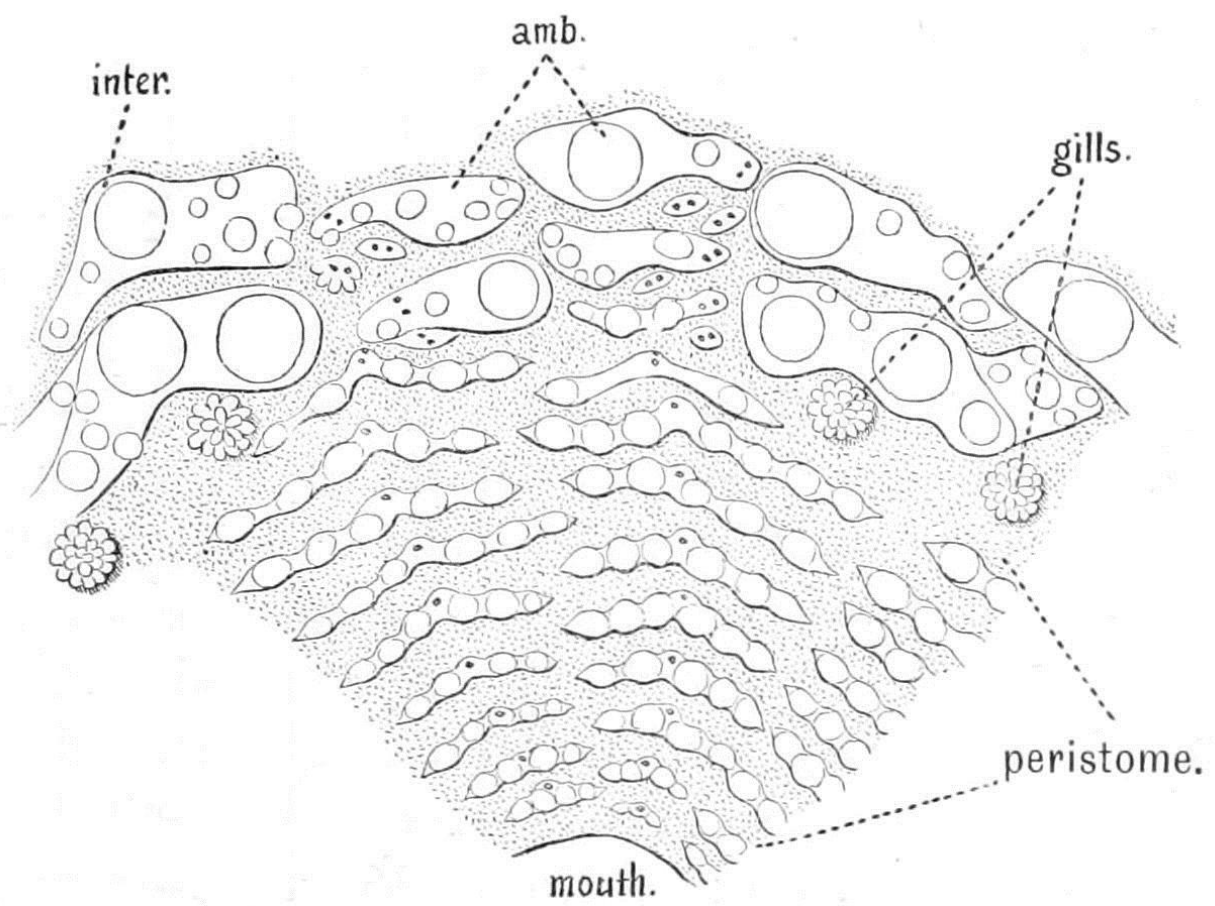
[back](#)



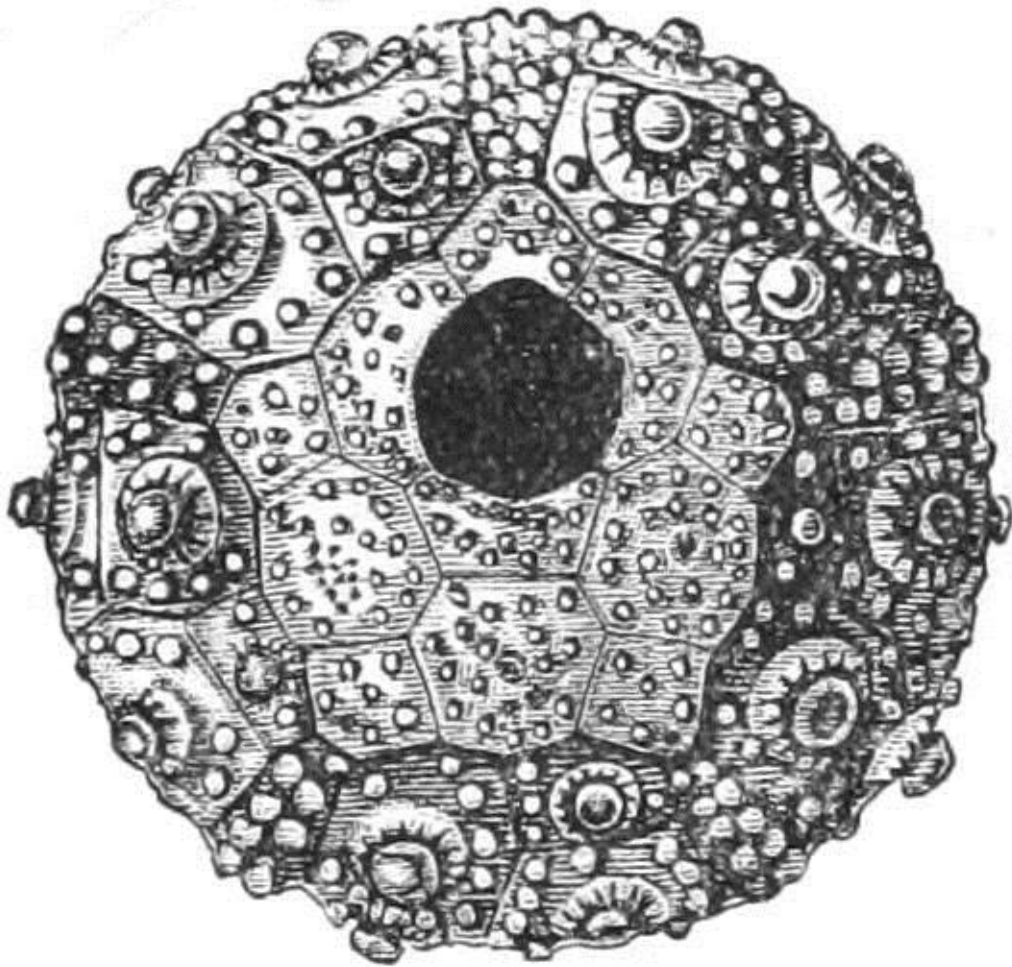
[back](#)



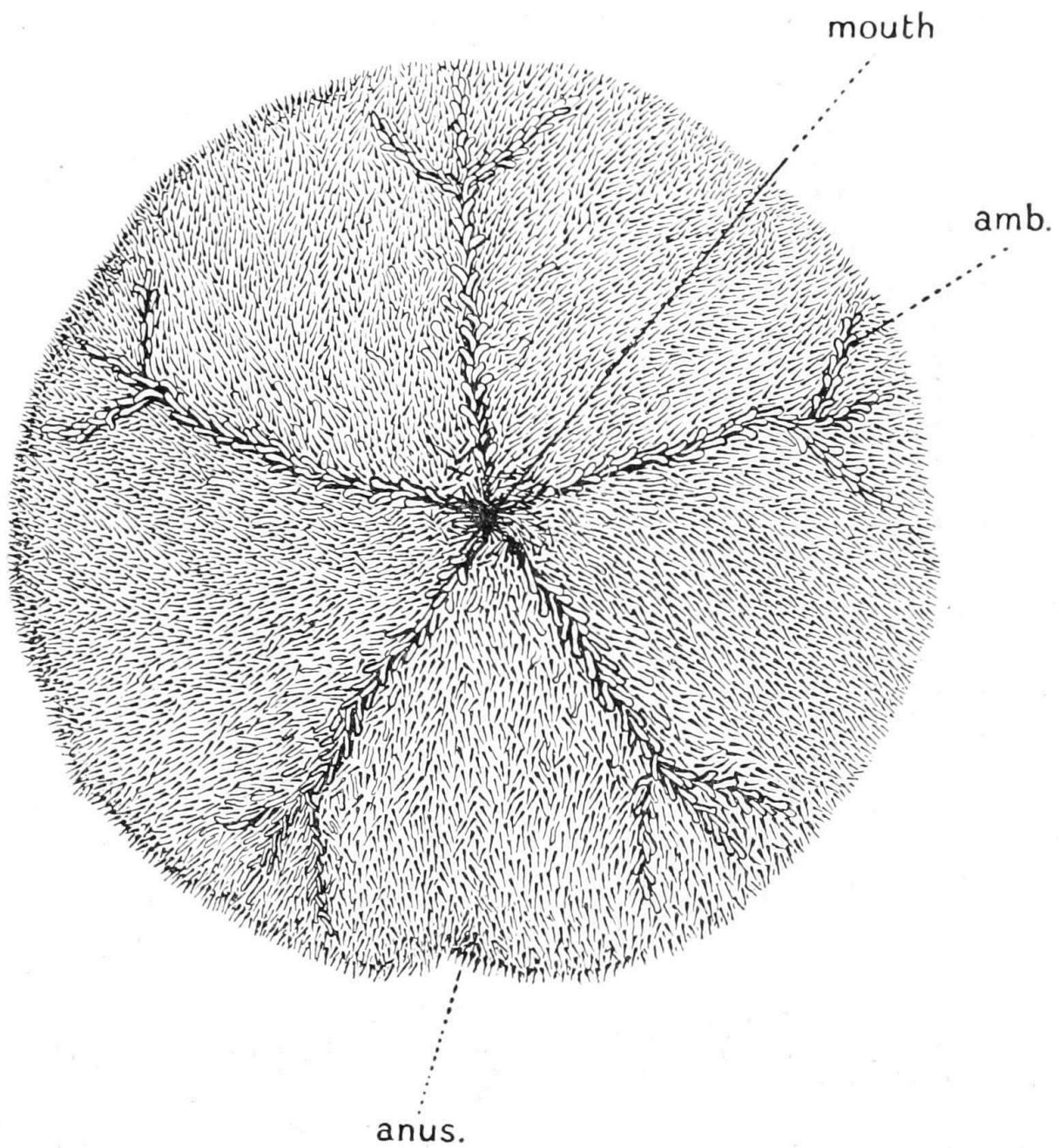
[back](#)



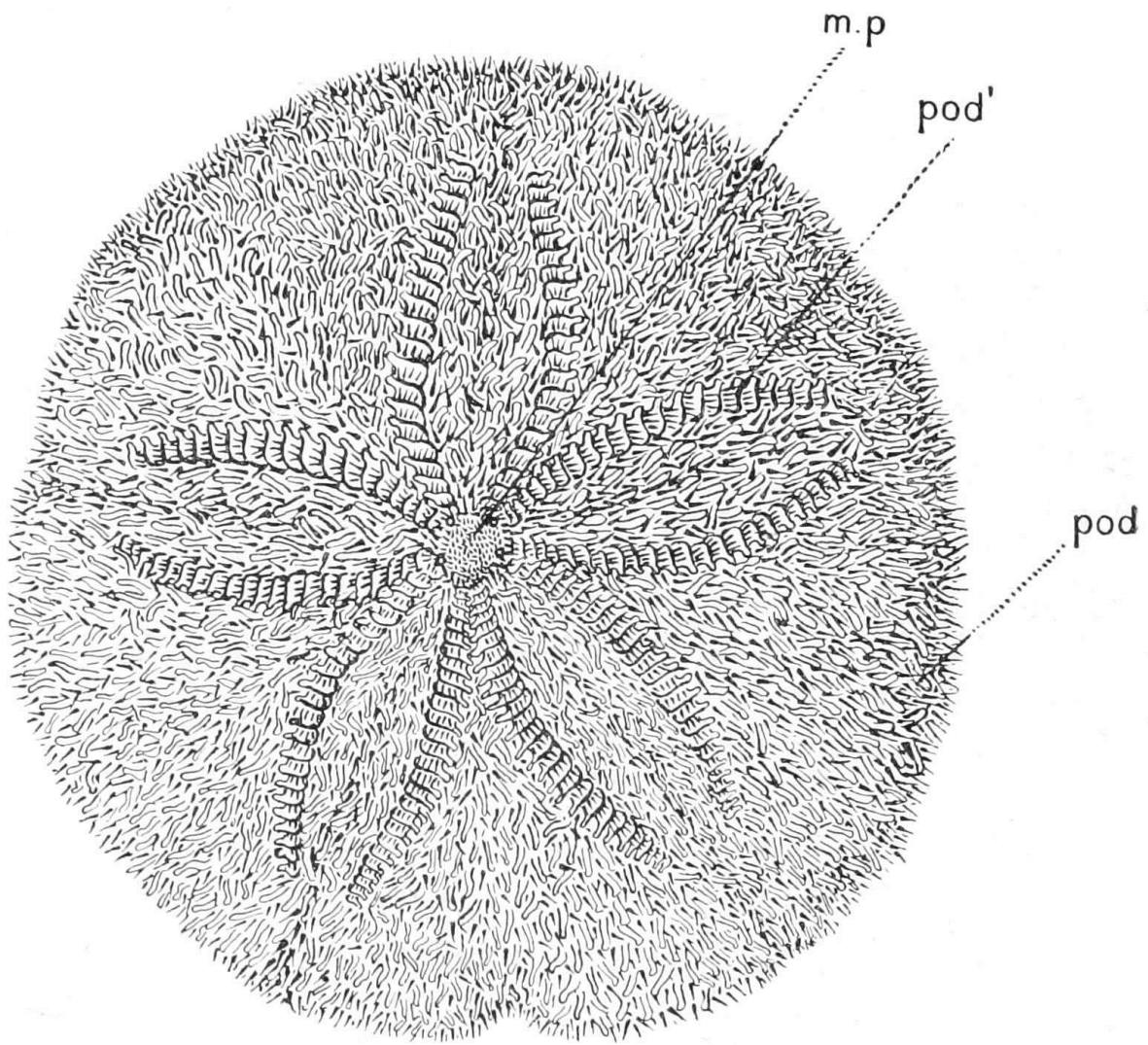
[back](#)



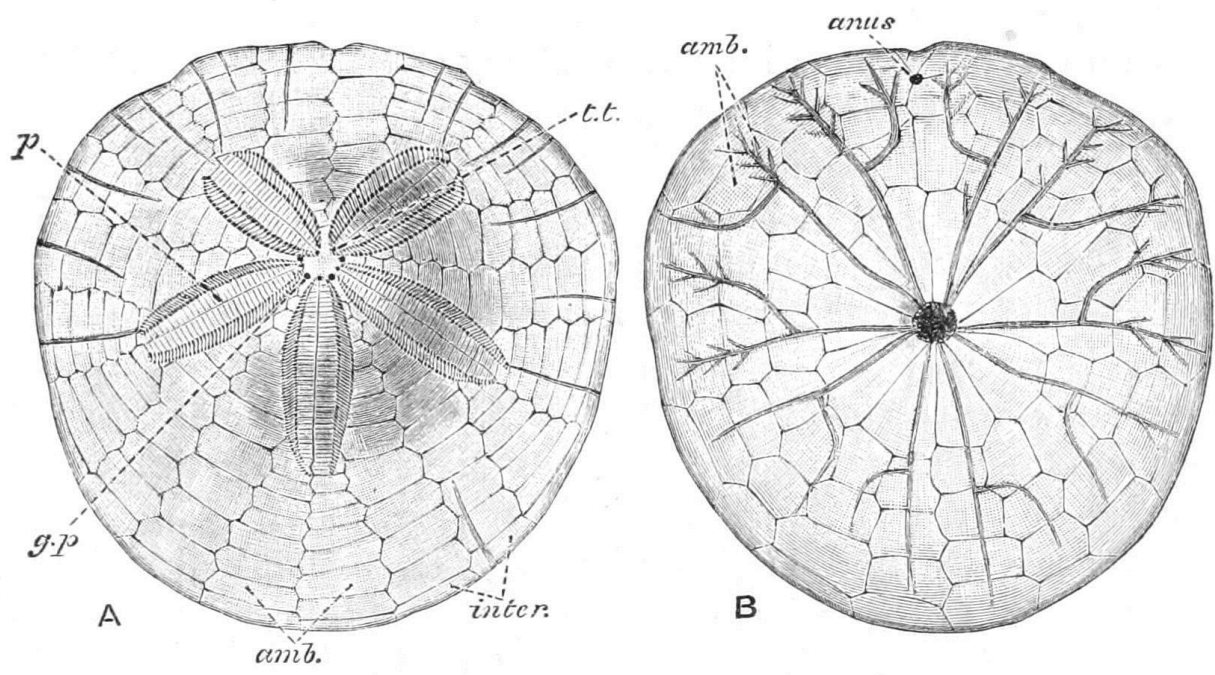
[back](#)



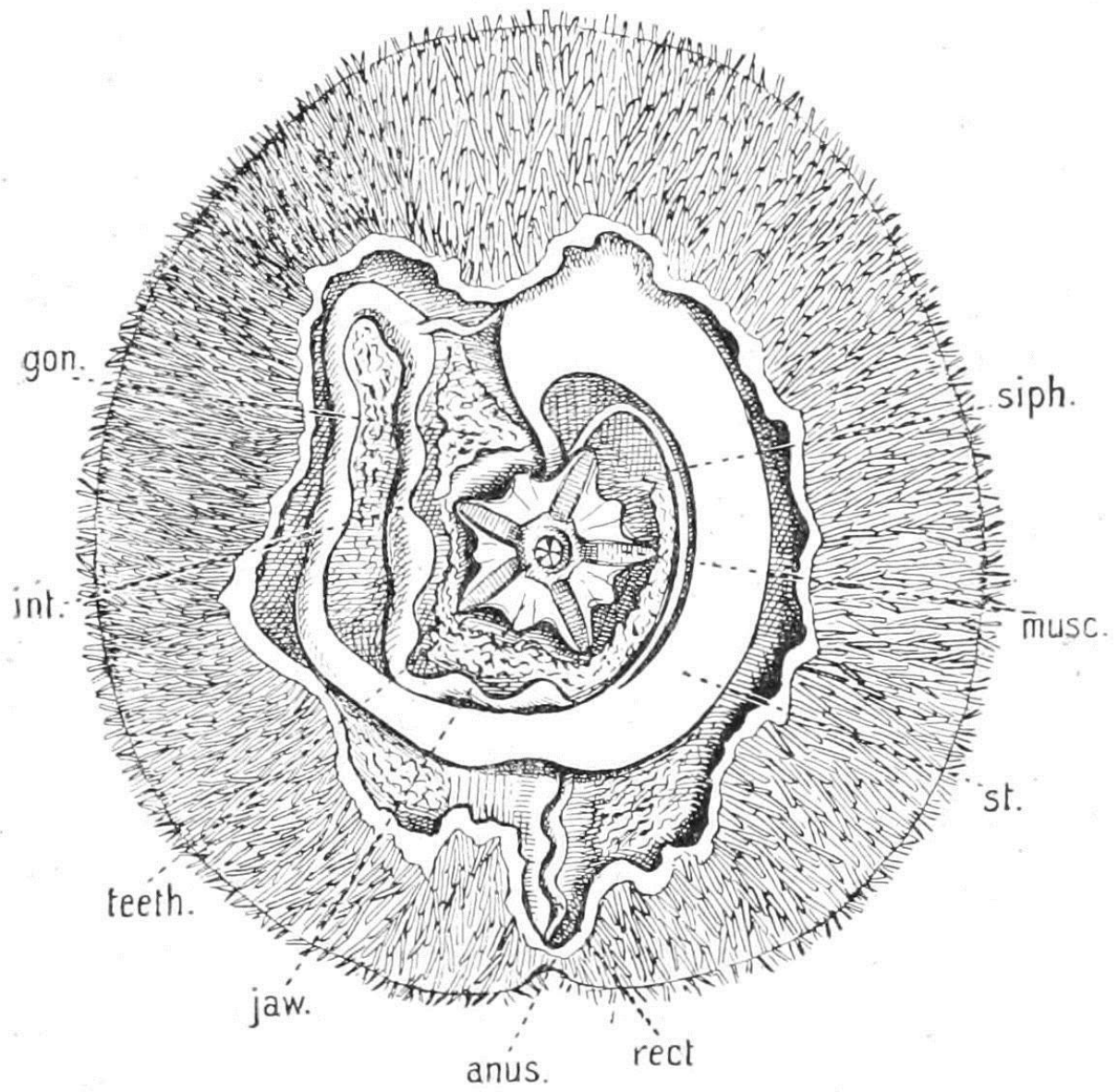
[back](#)



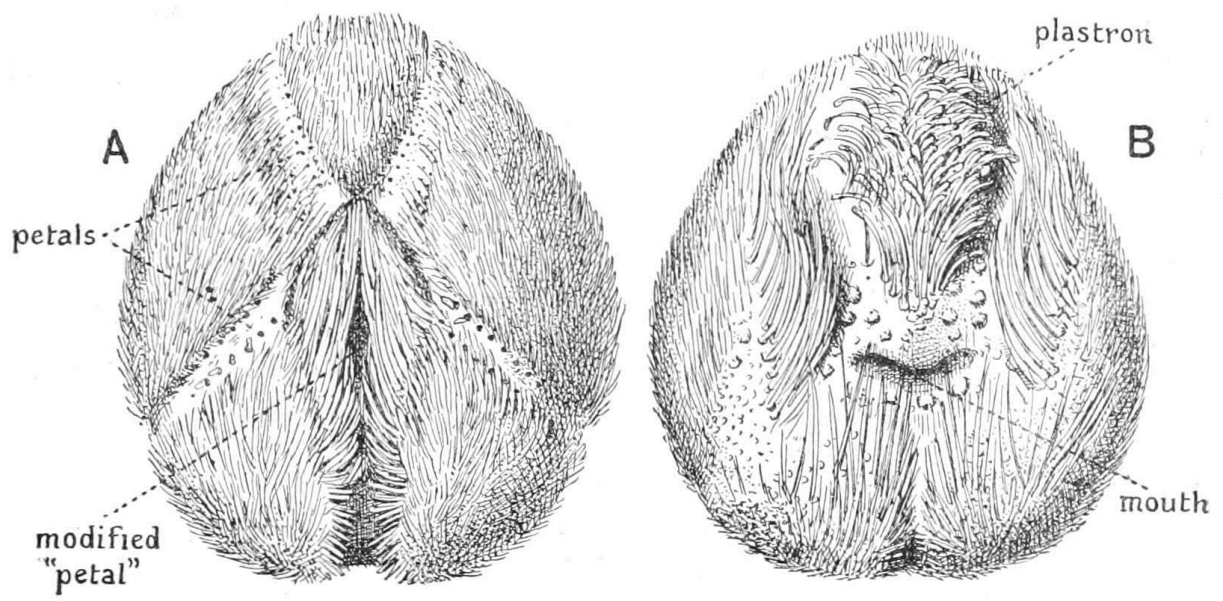
[back](#)



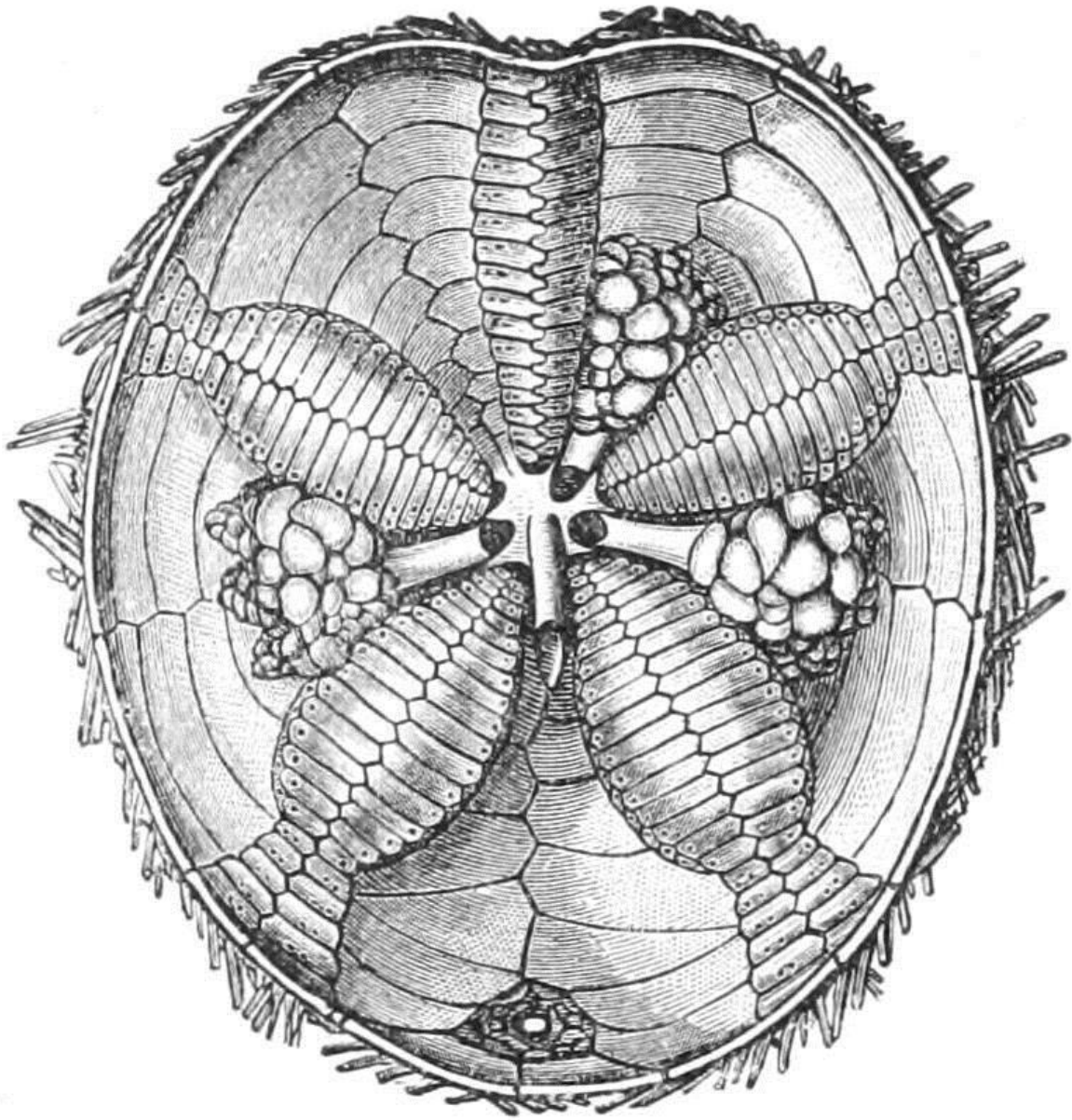
[back](#)



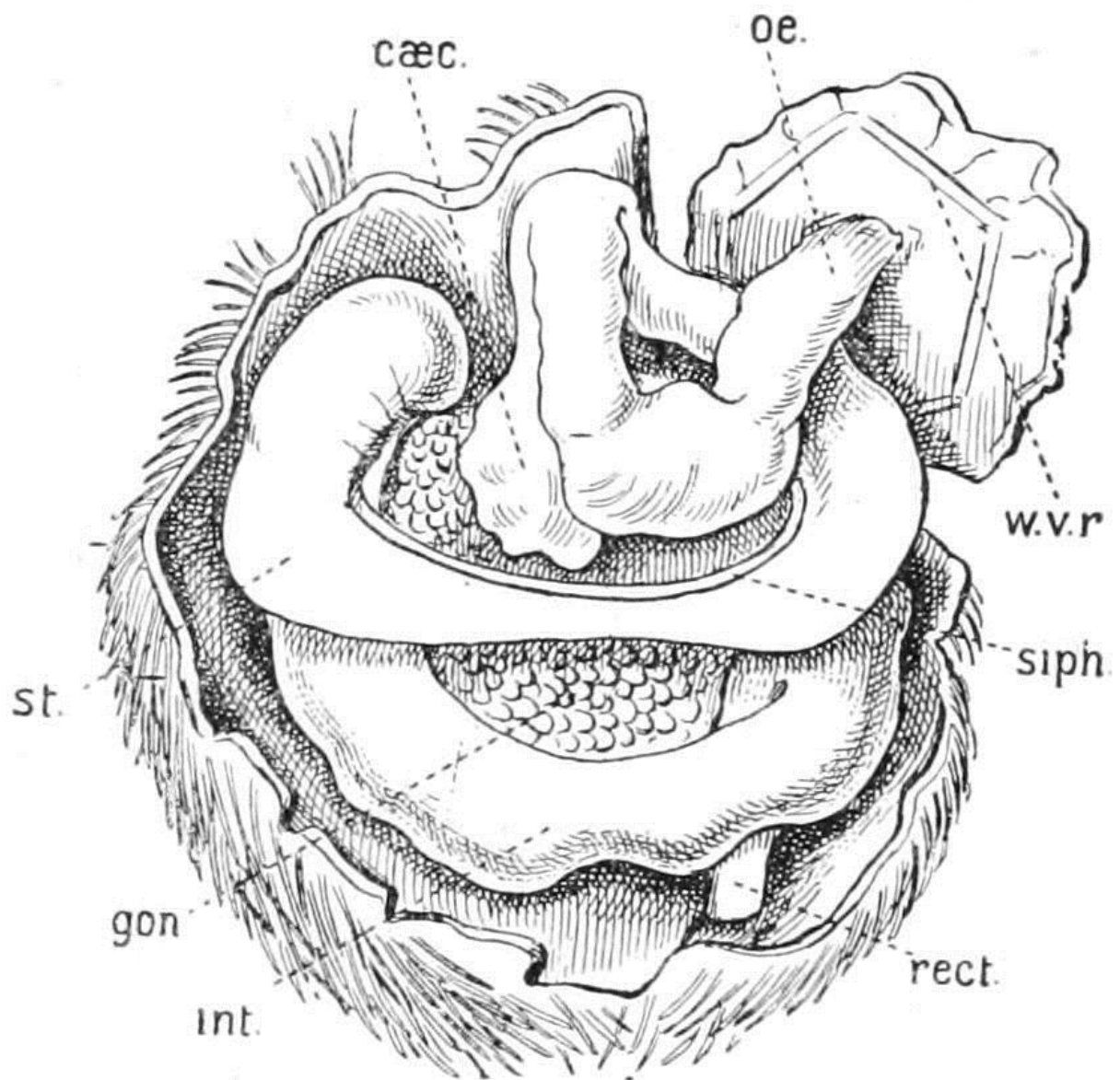
[back](#)



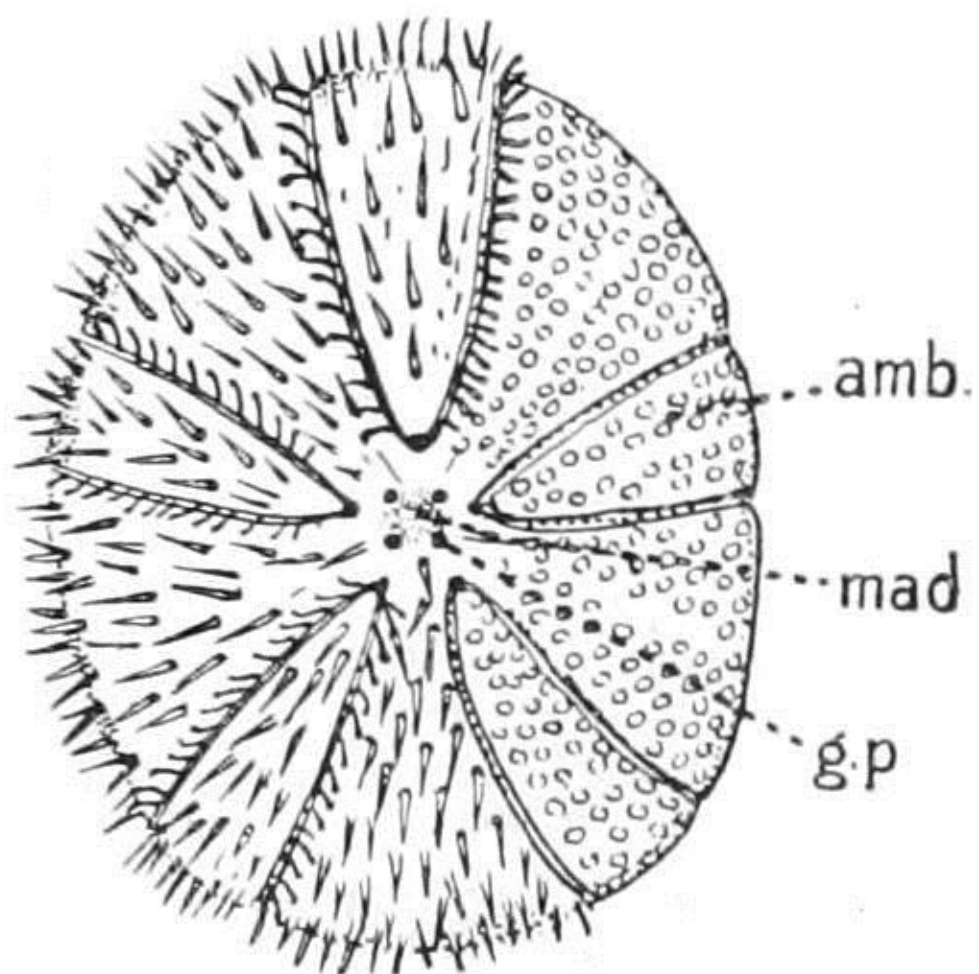
[back](#)



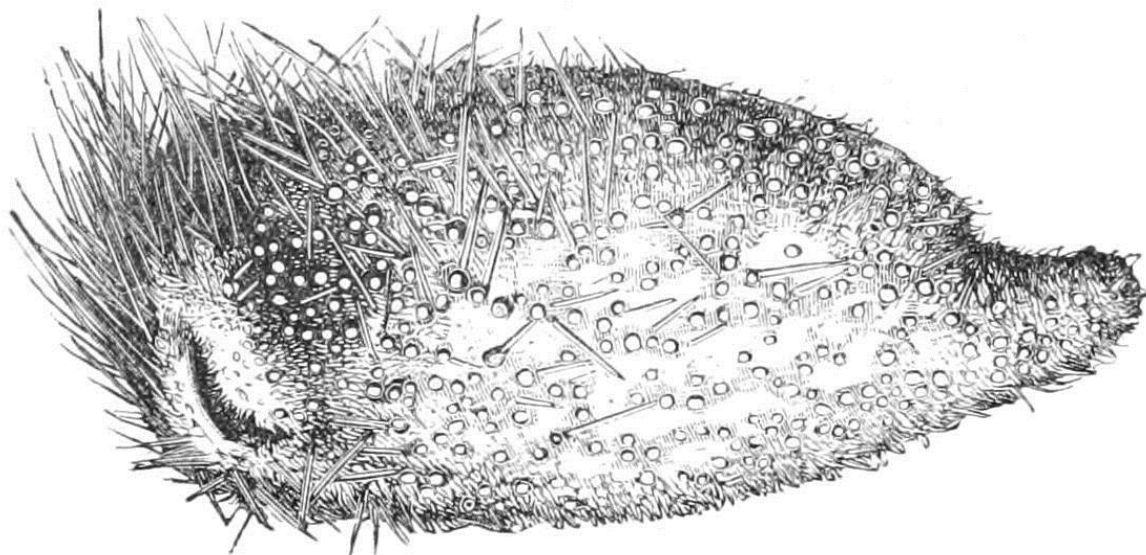
[back](#)



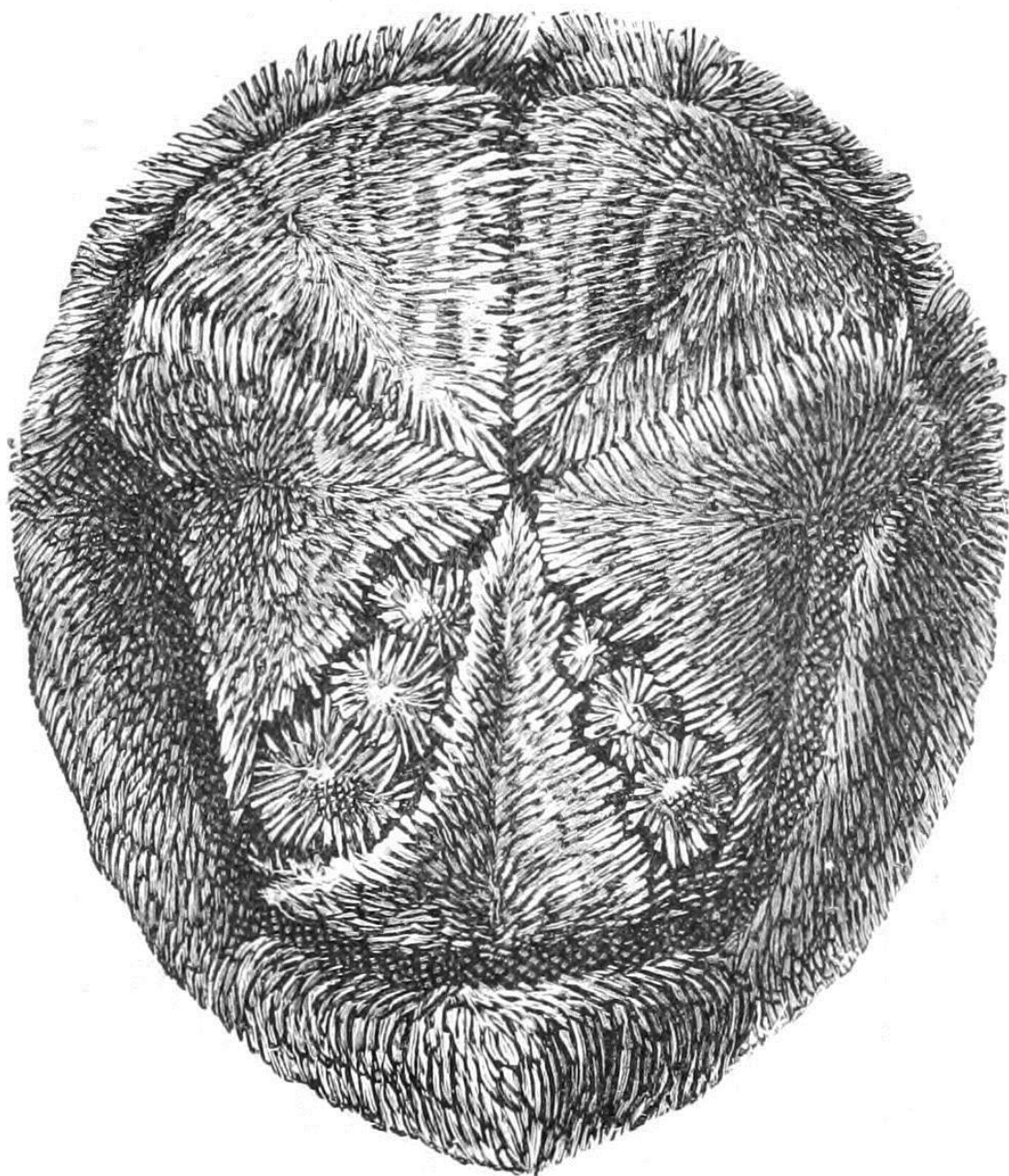
[back](#)



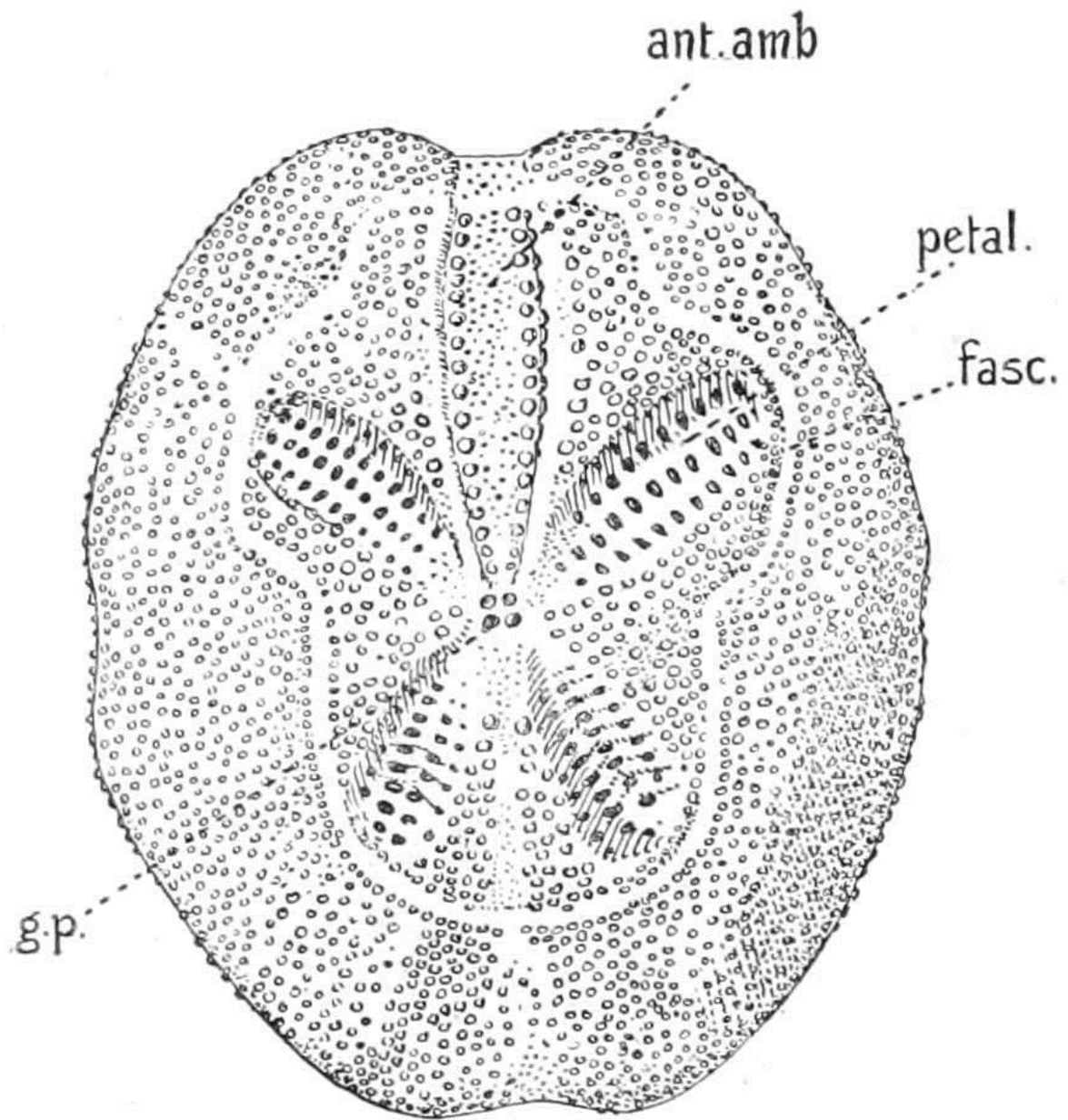
[back](#)



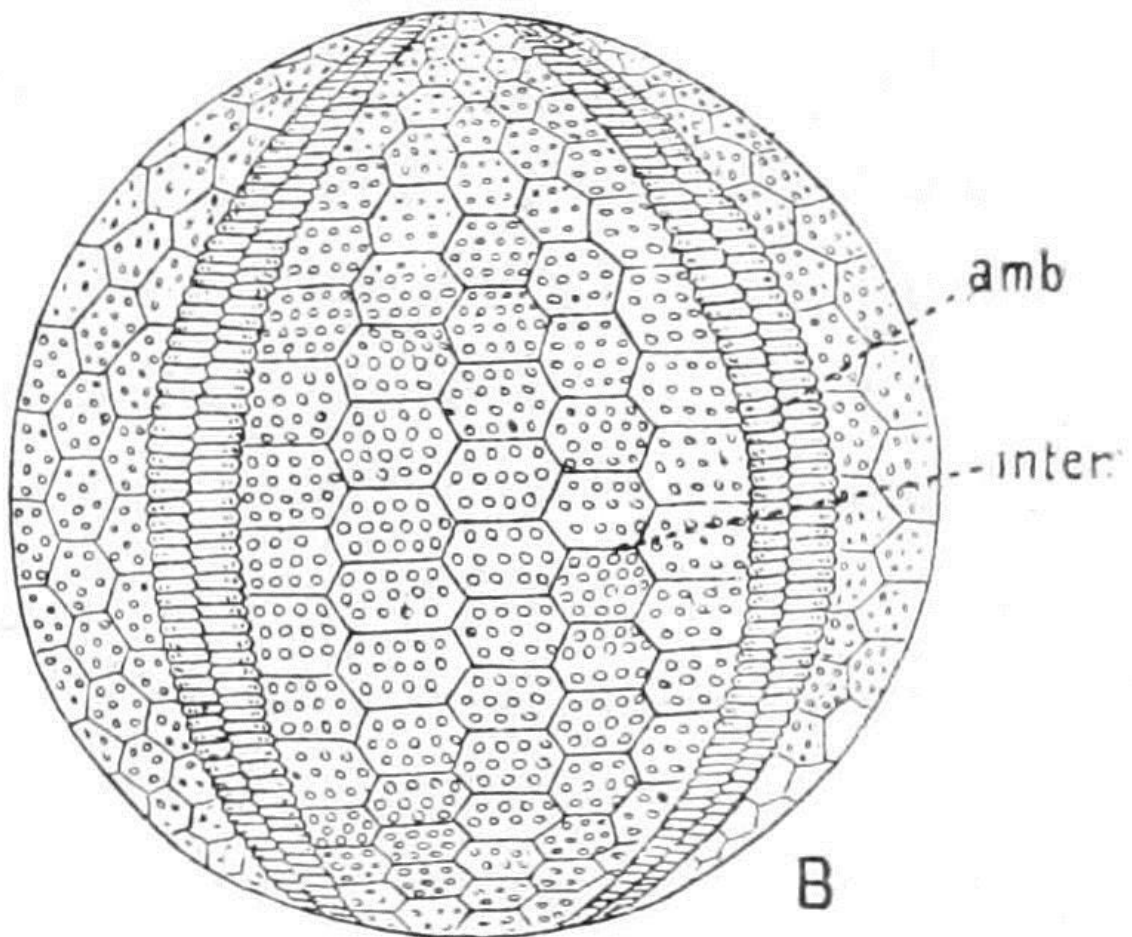
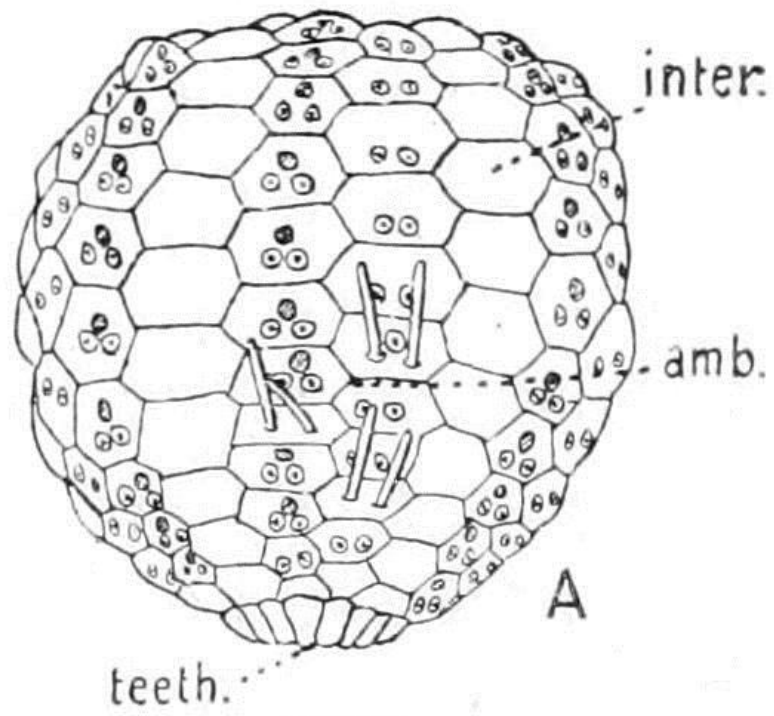
[back](#)



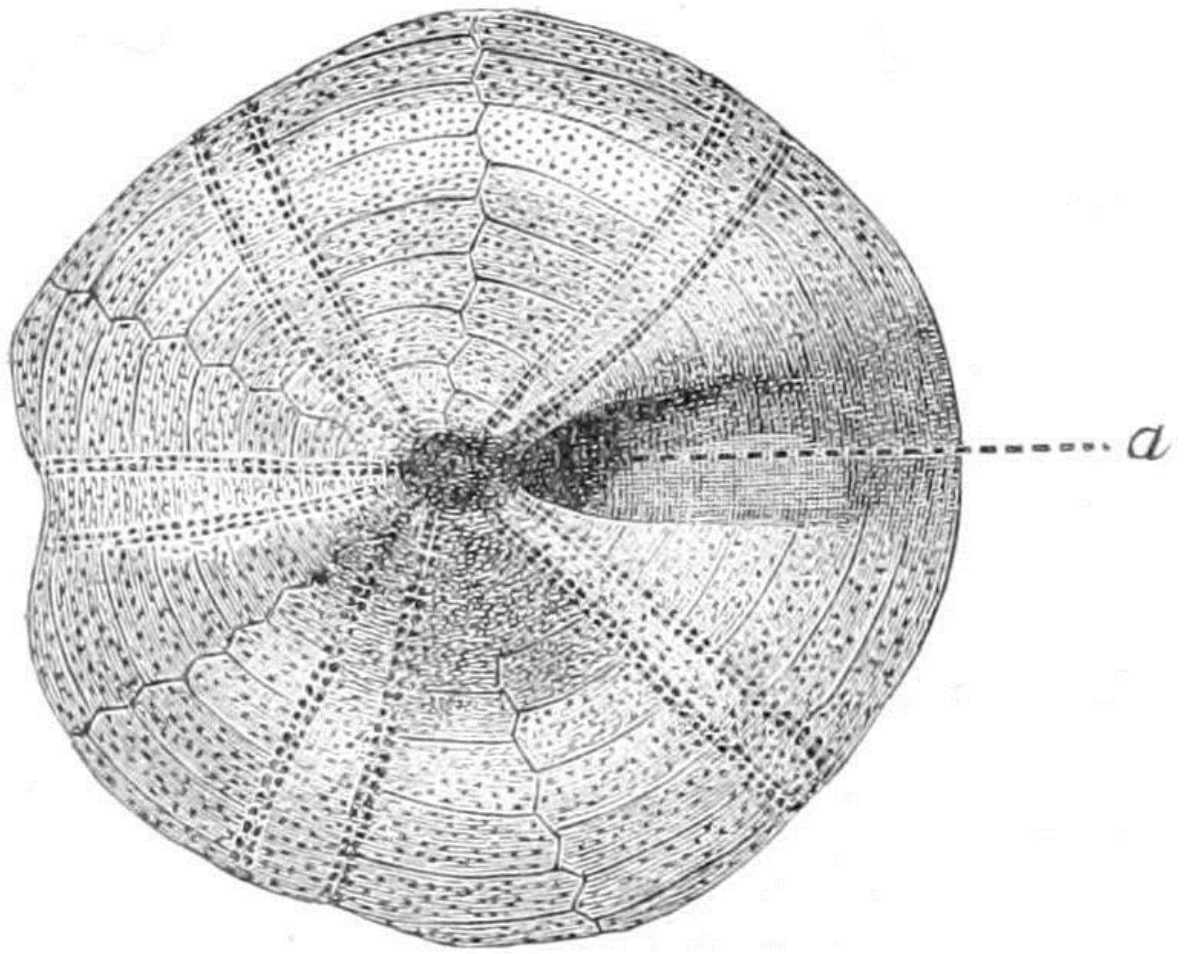
[back](#)



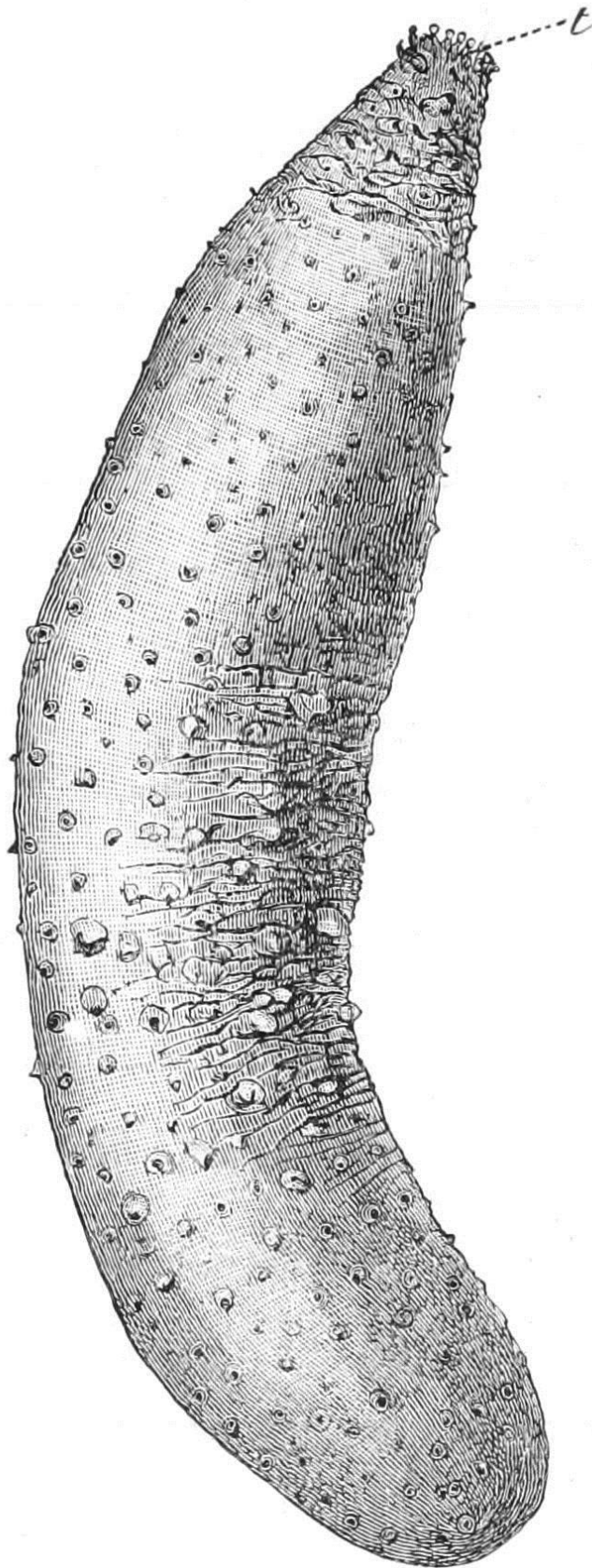
[back](#)



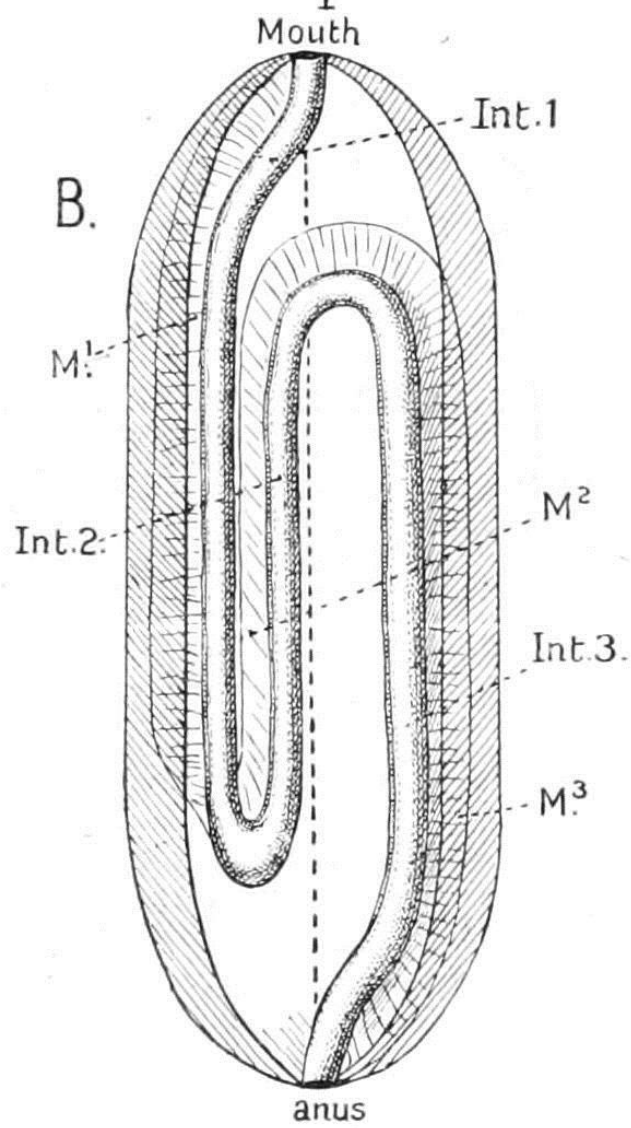
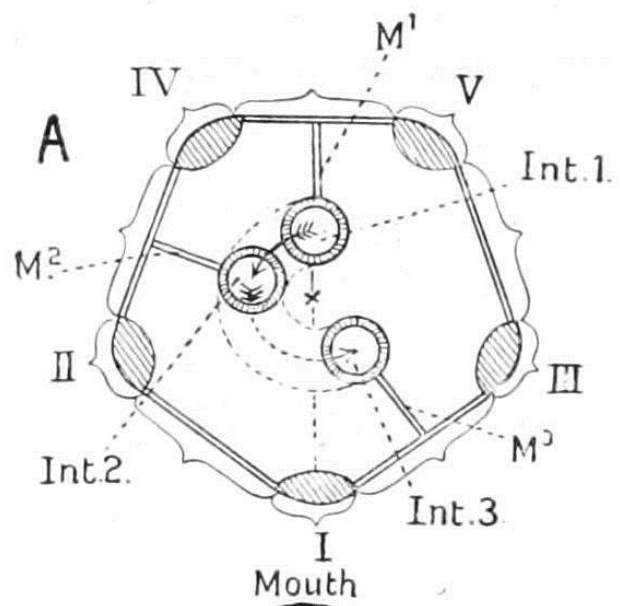
[back](#)



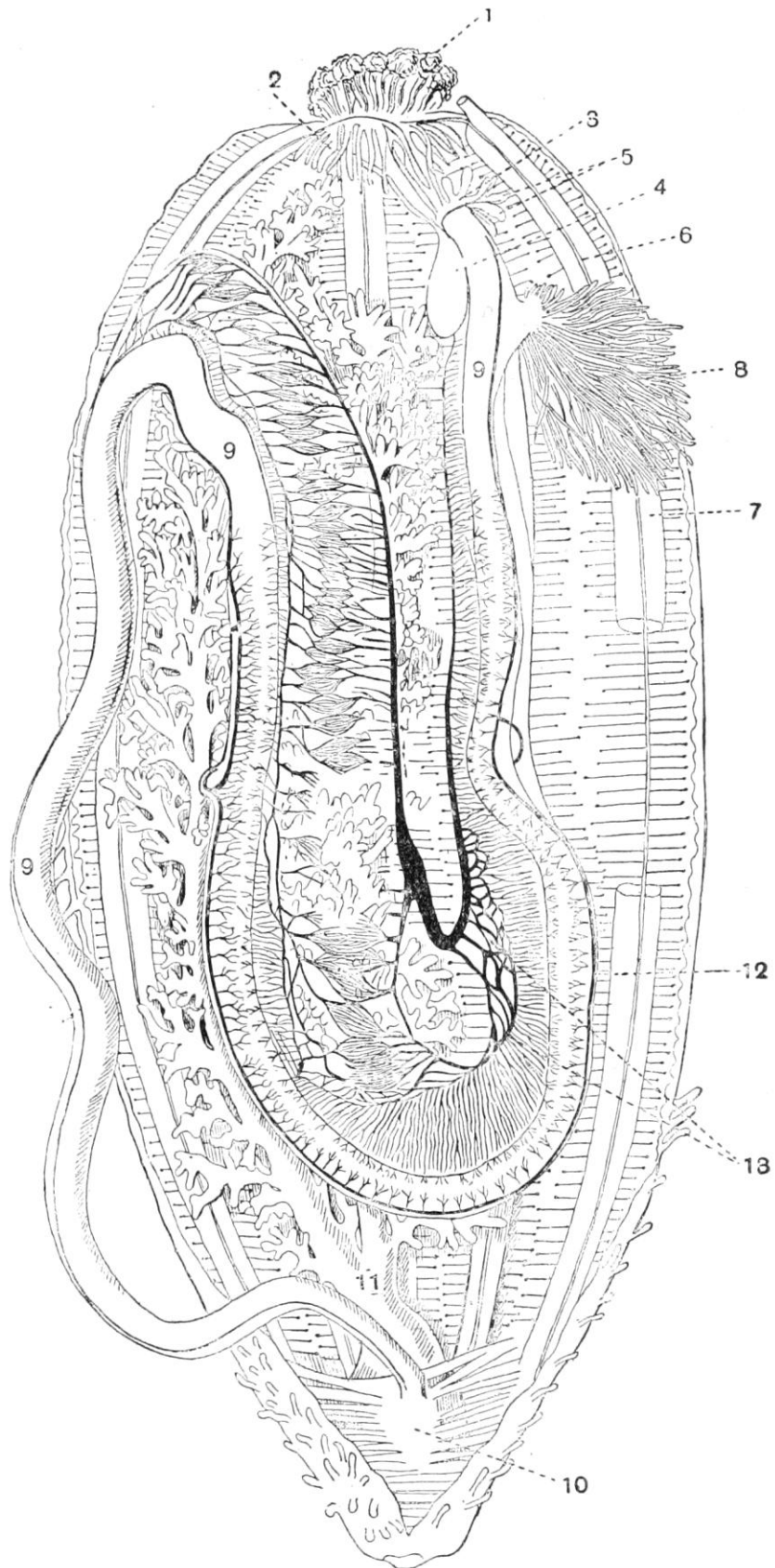
[back](#)



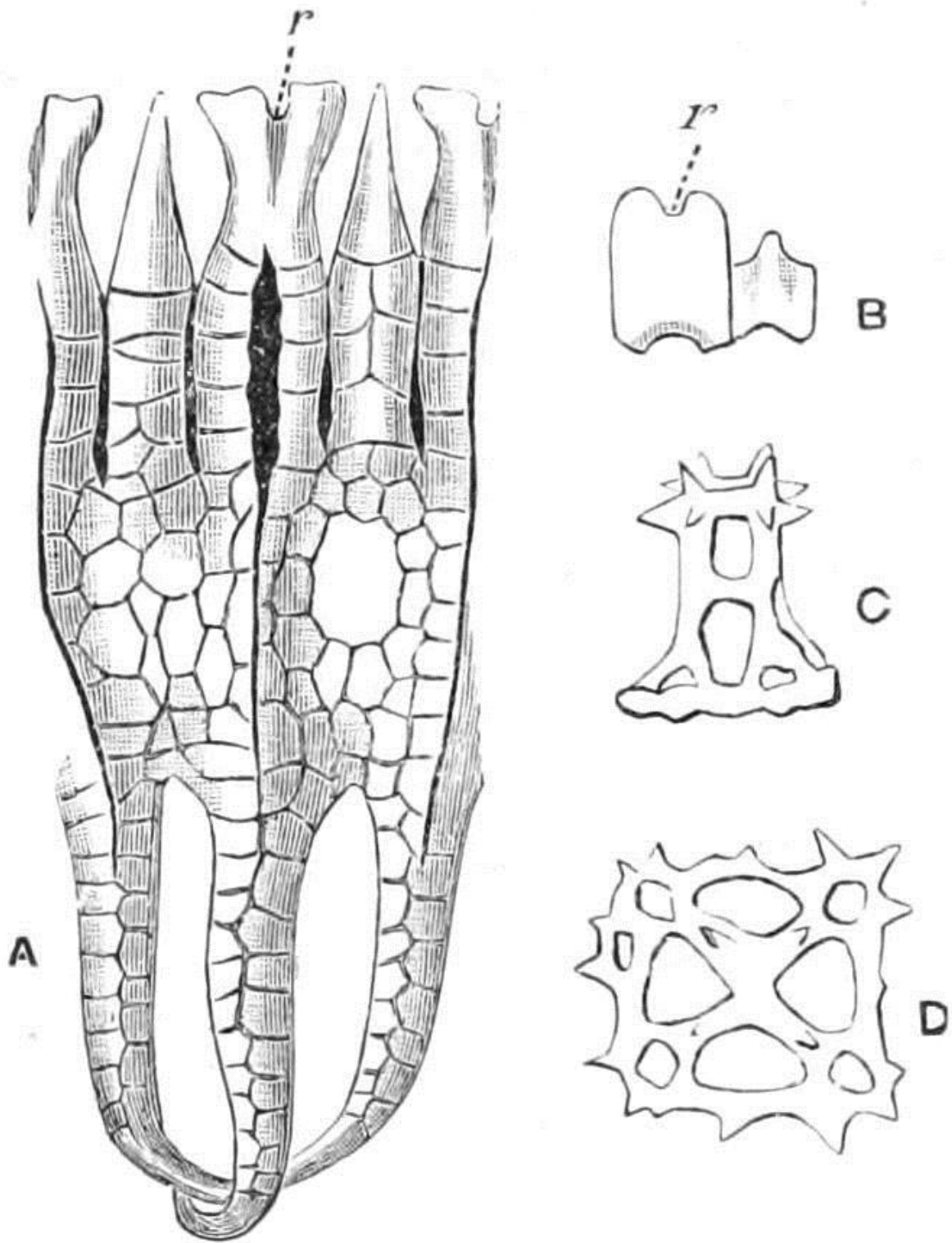
[back](#)



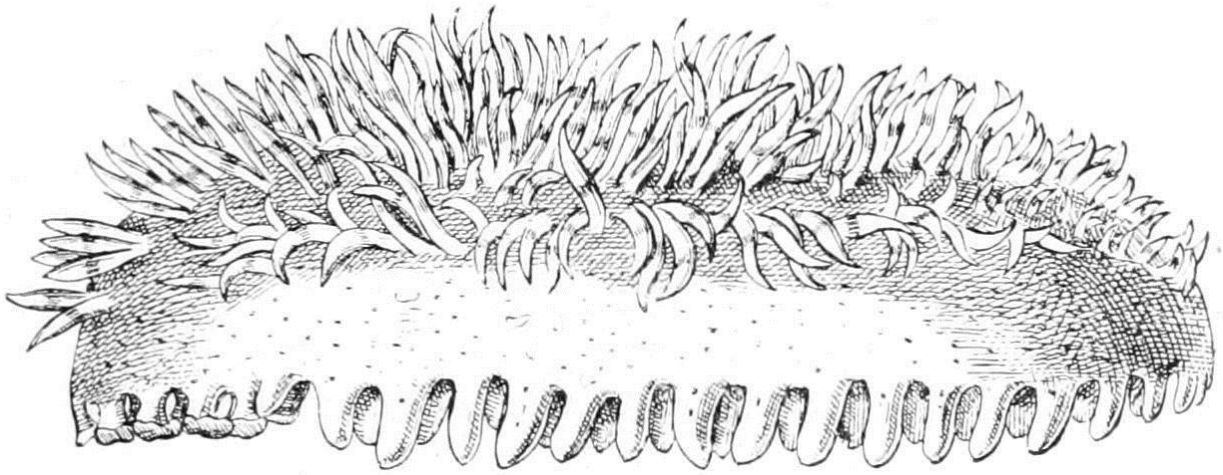
[back](#)



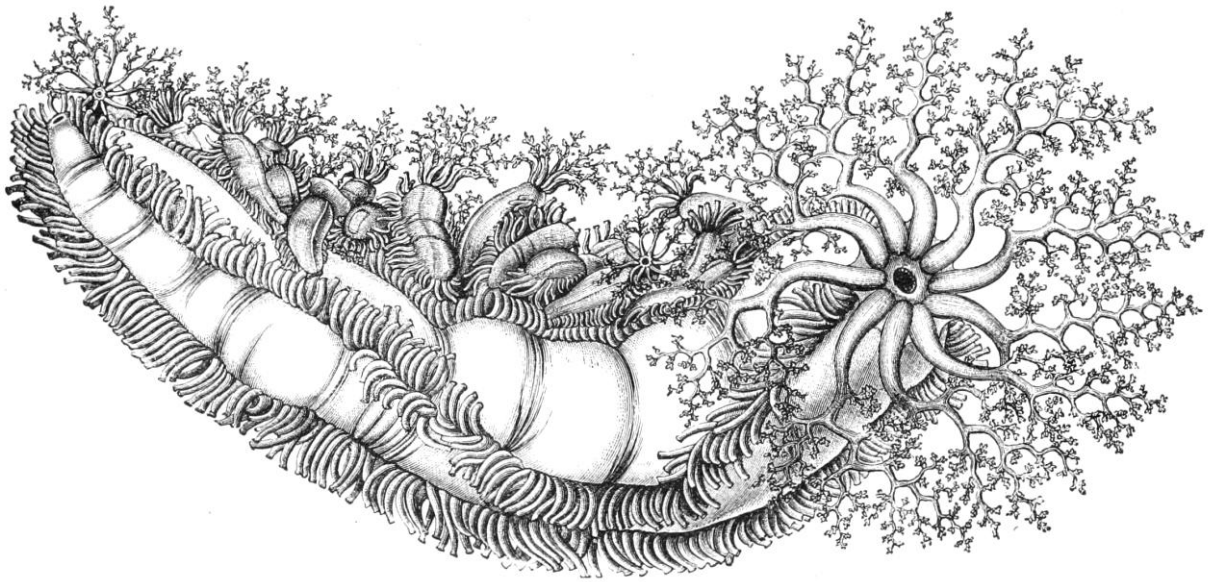
[back](#)



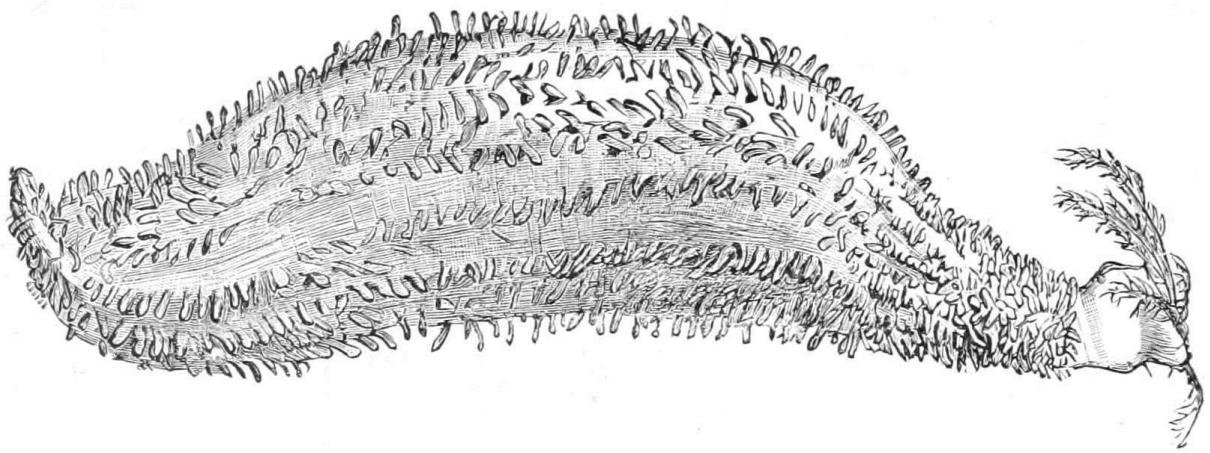
[back](#)



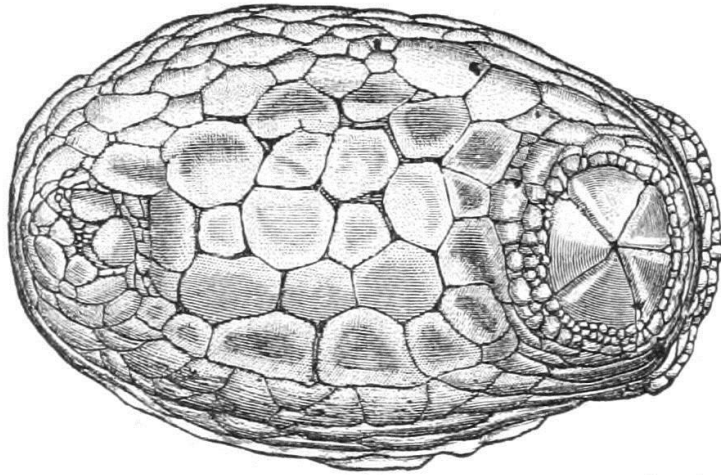
[back](#)



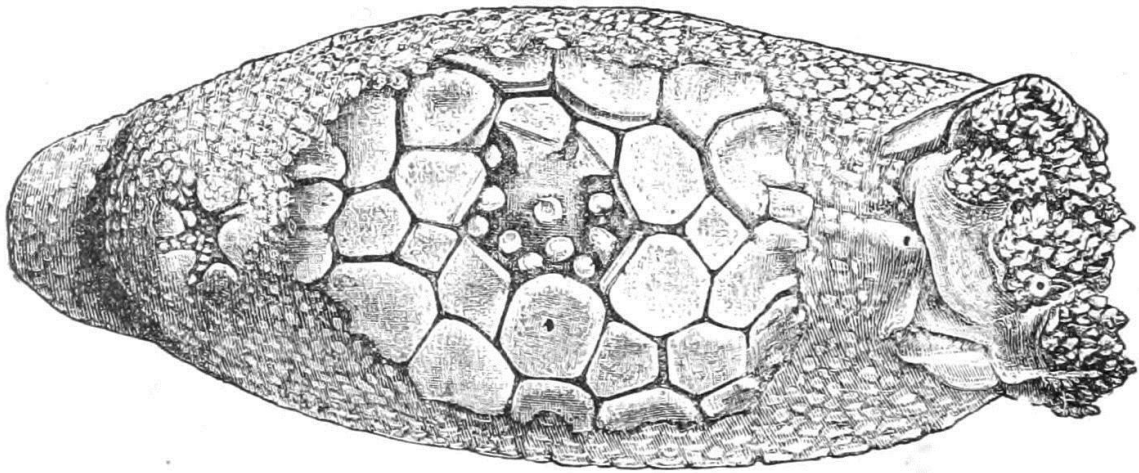
[back](#)



[back](#)

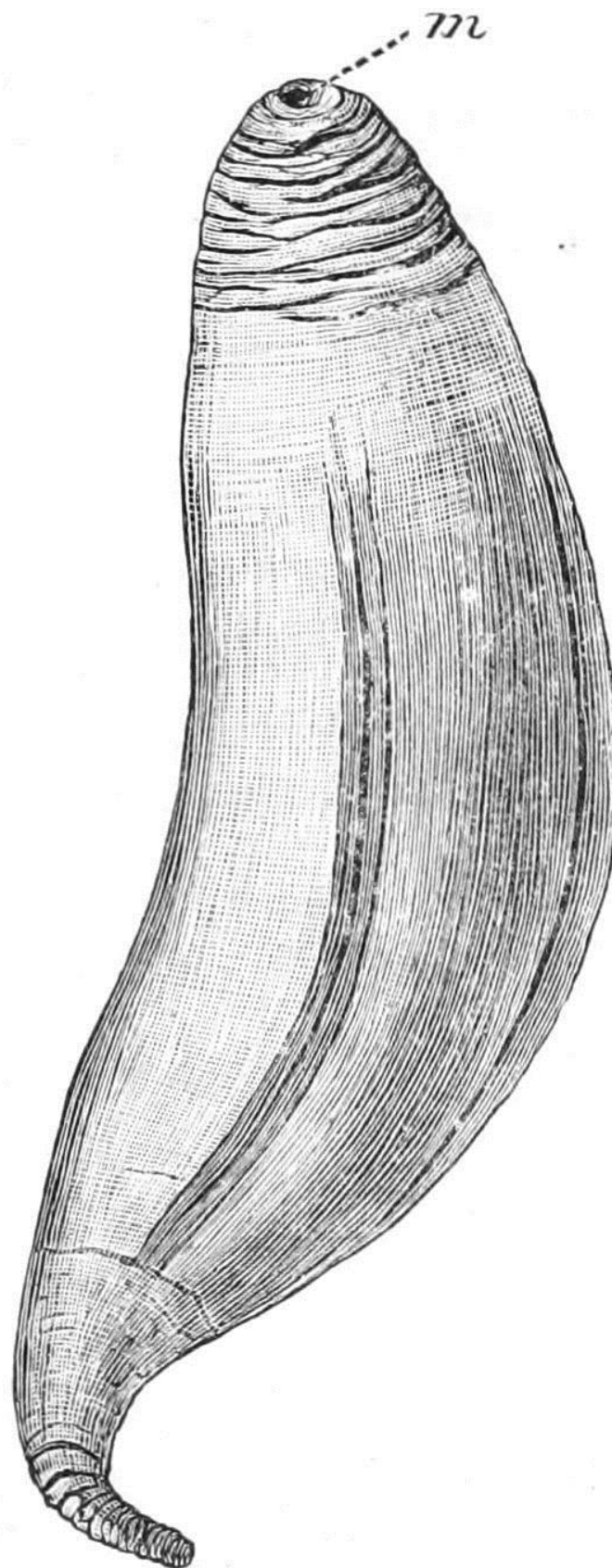


A

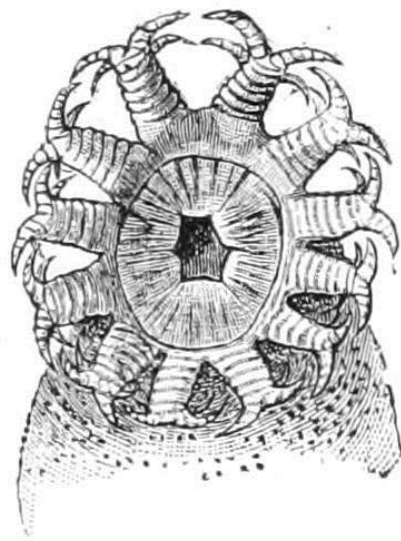
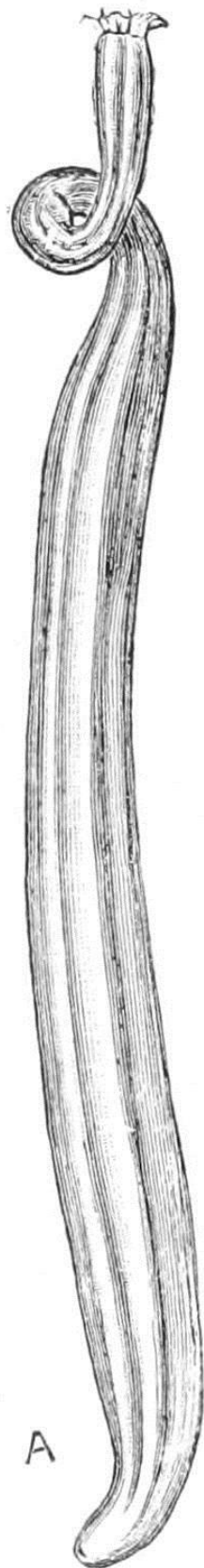


B

[back](#)



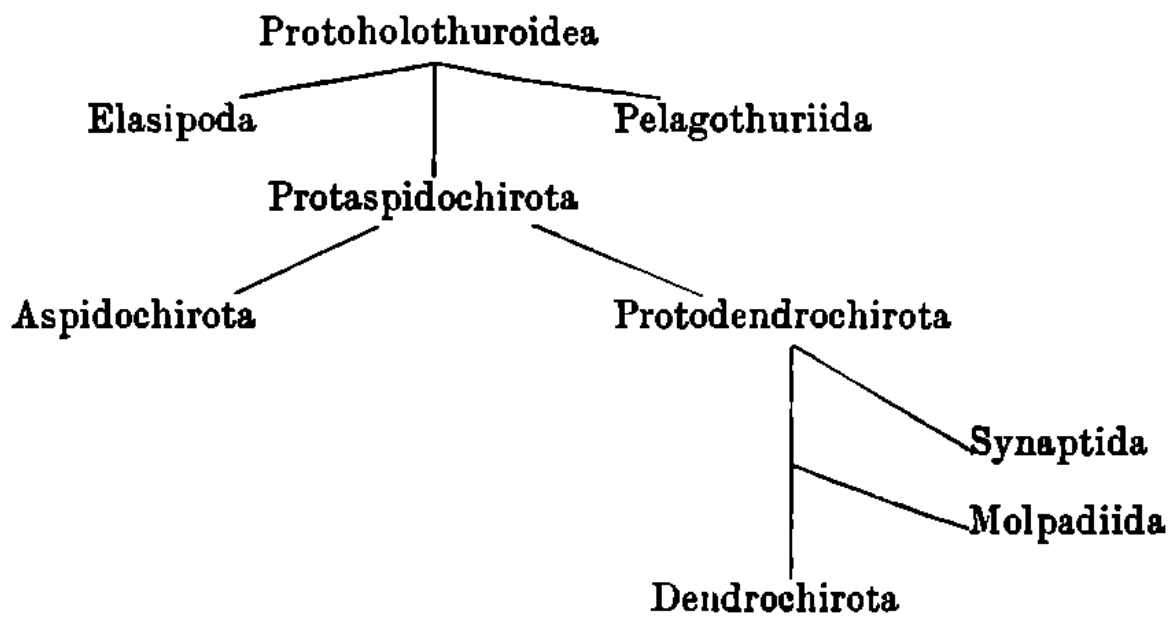
[back](#)



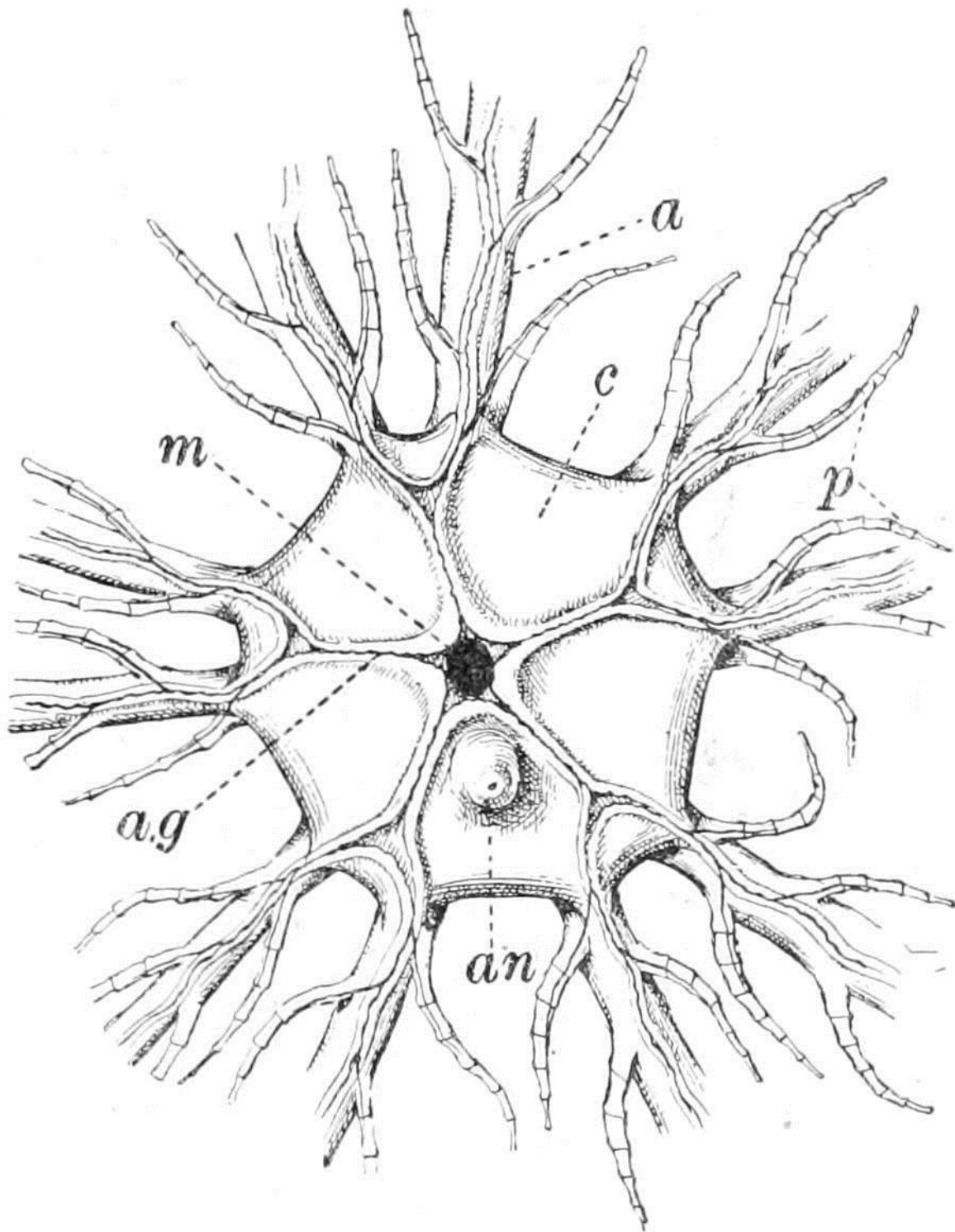
B

A

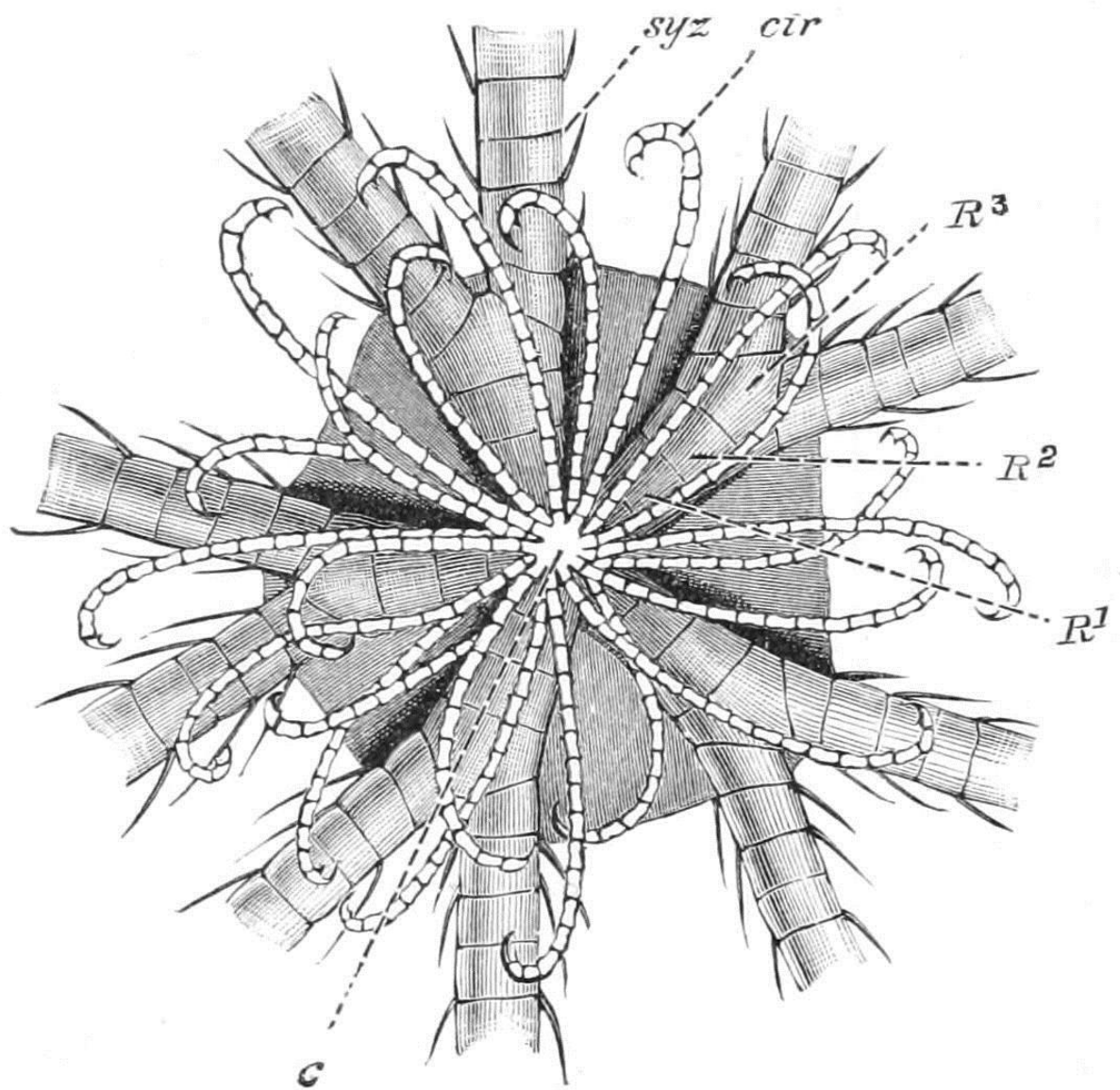
[back](#)



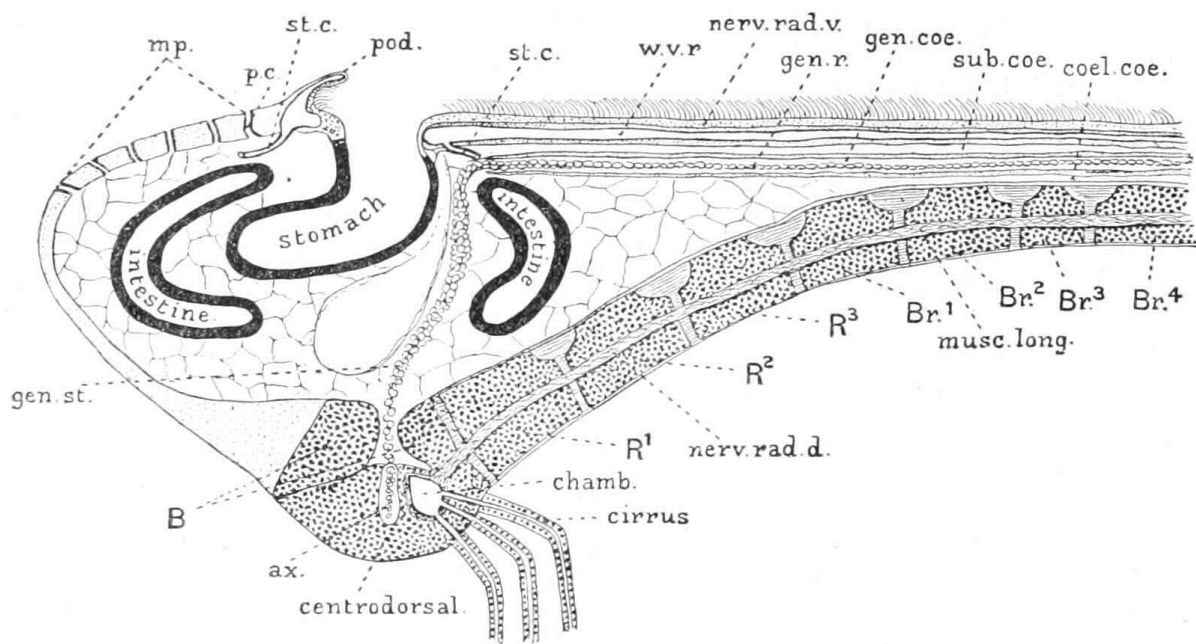
[back](#)



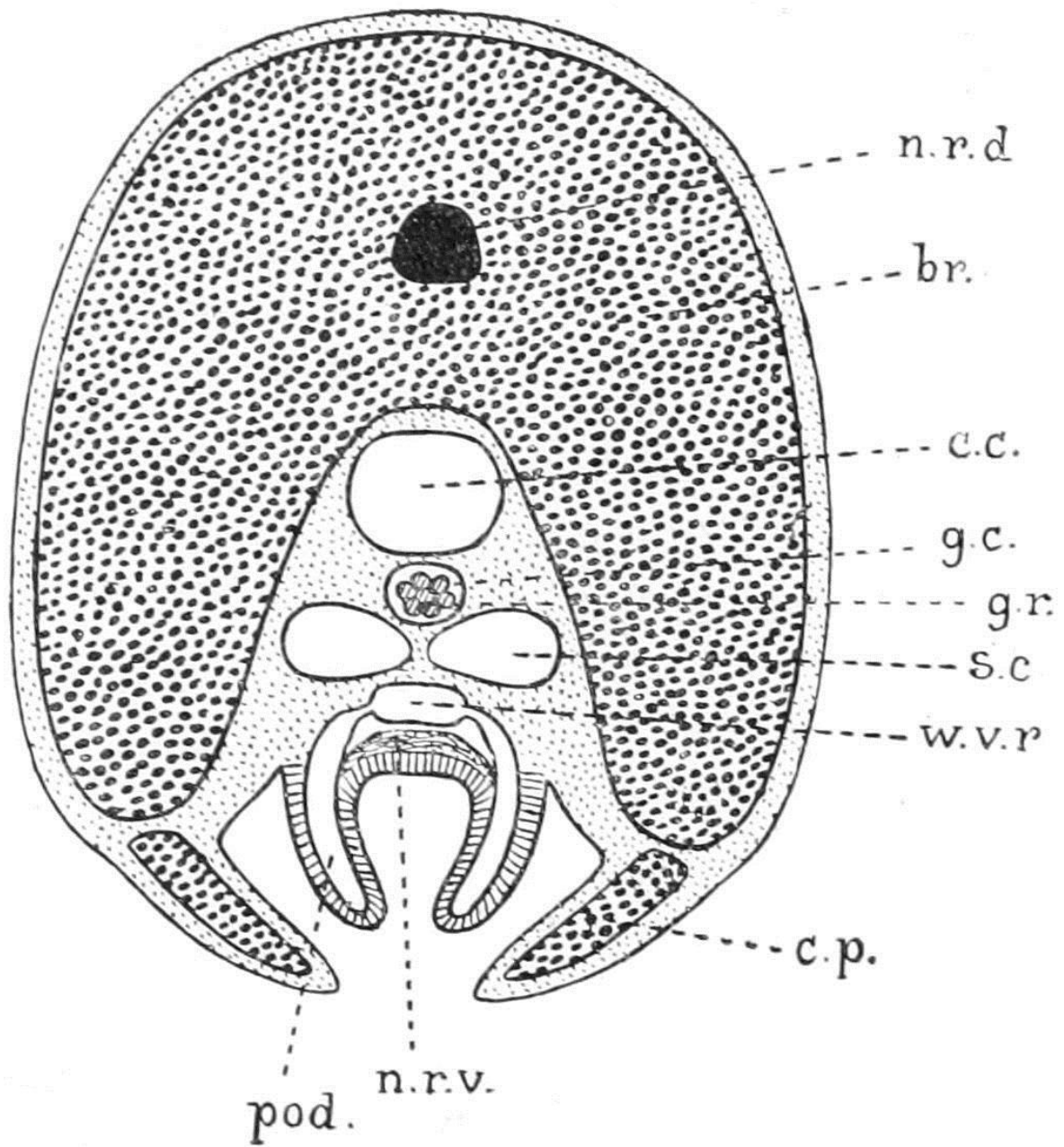
[back](#)



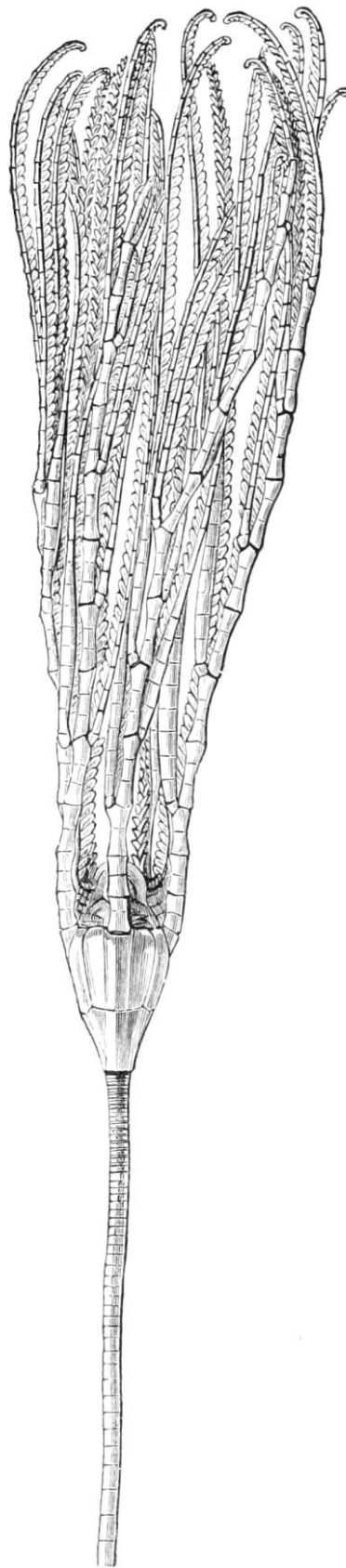
[back](#)



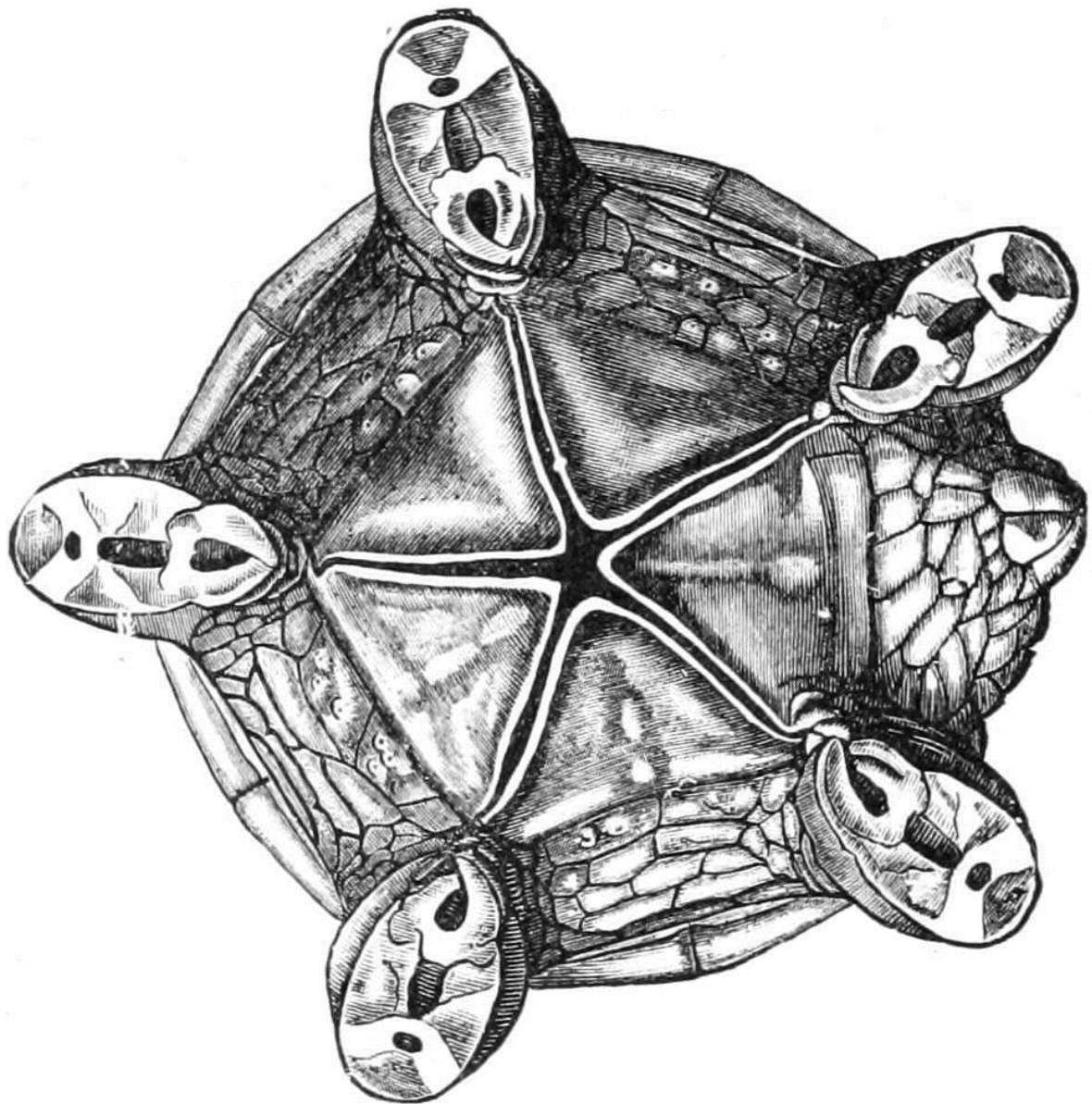
[back](#)



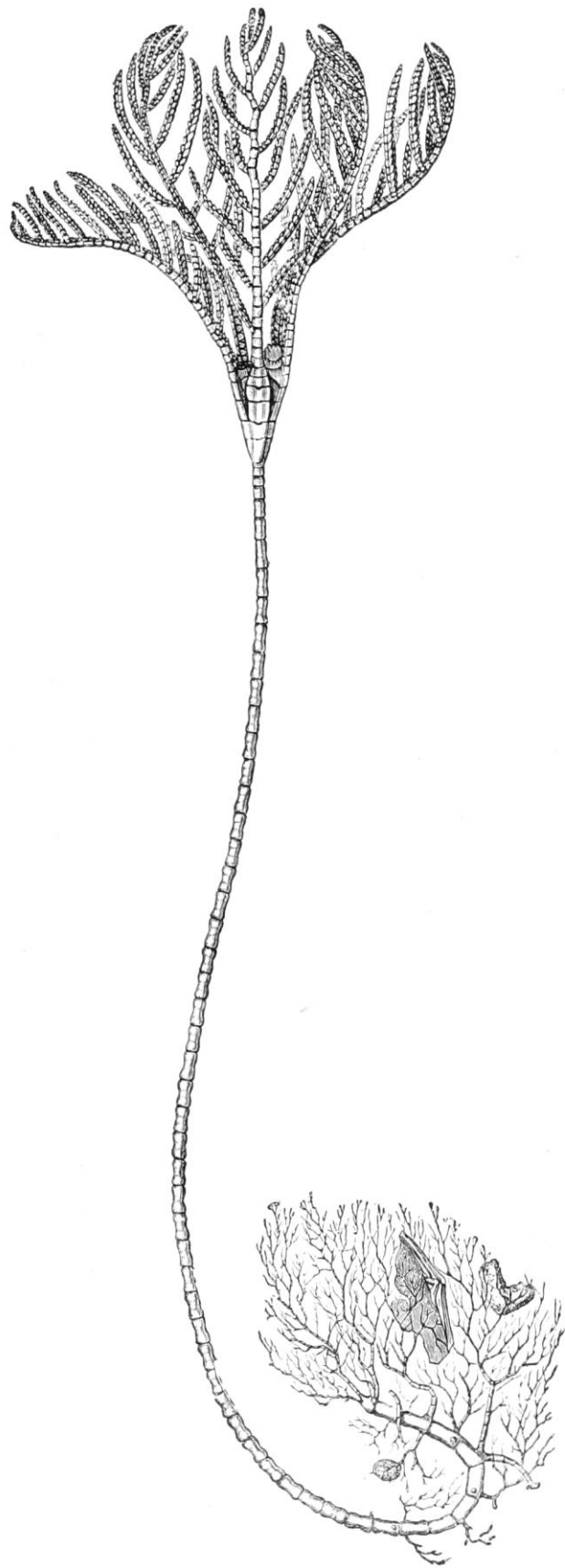
[back](#)



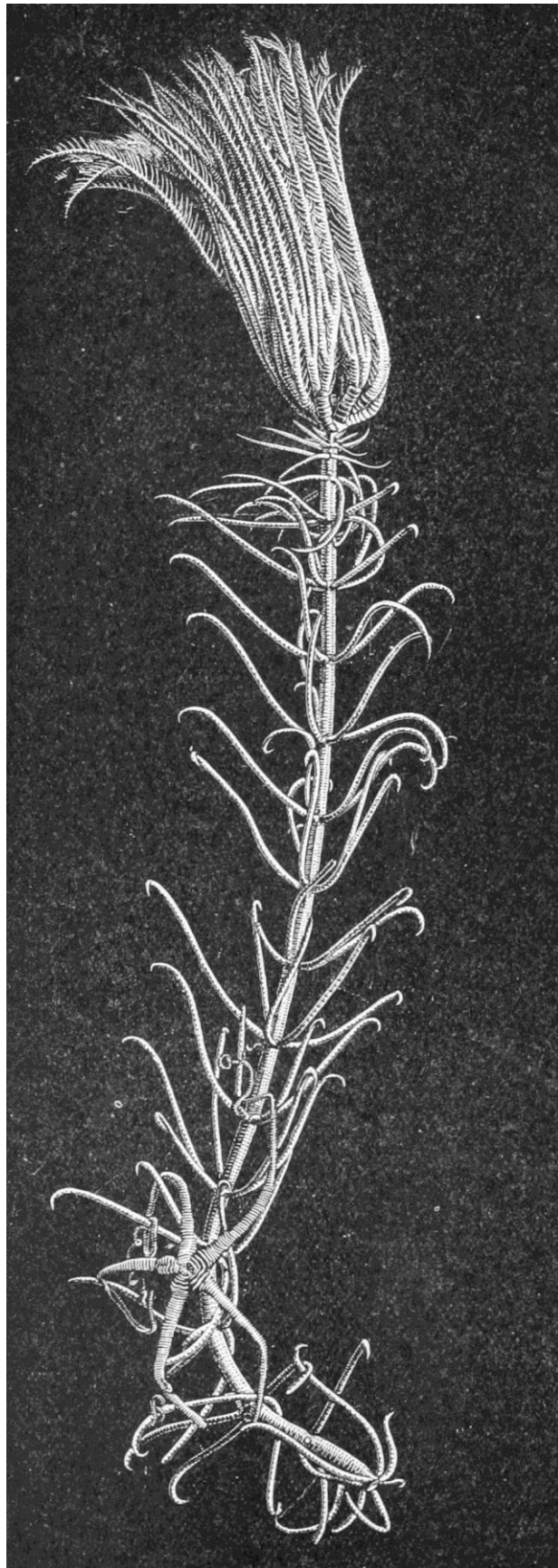
[back](#)



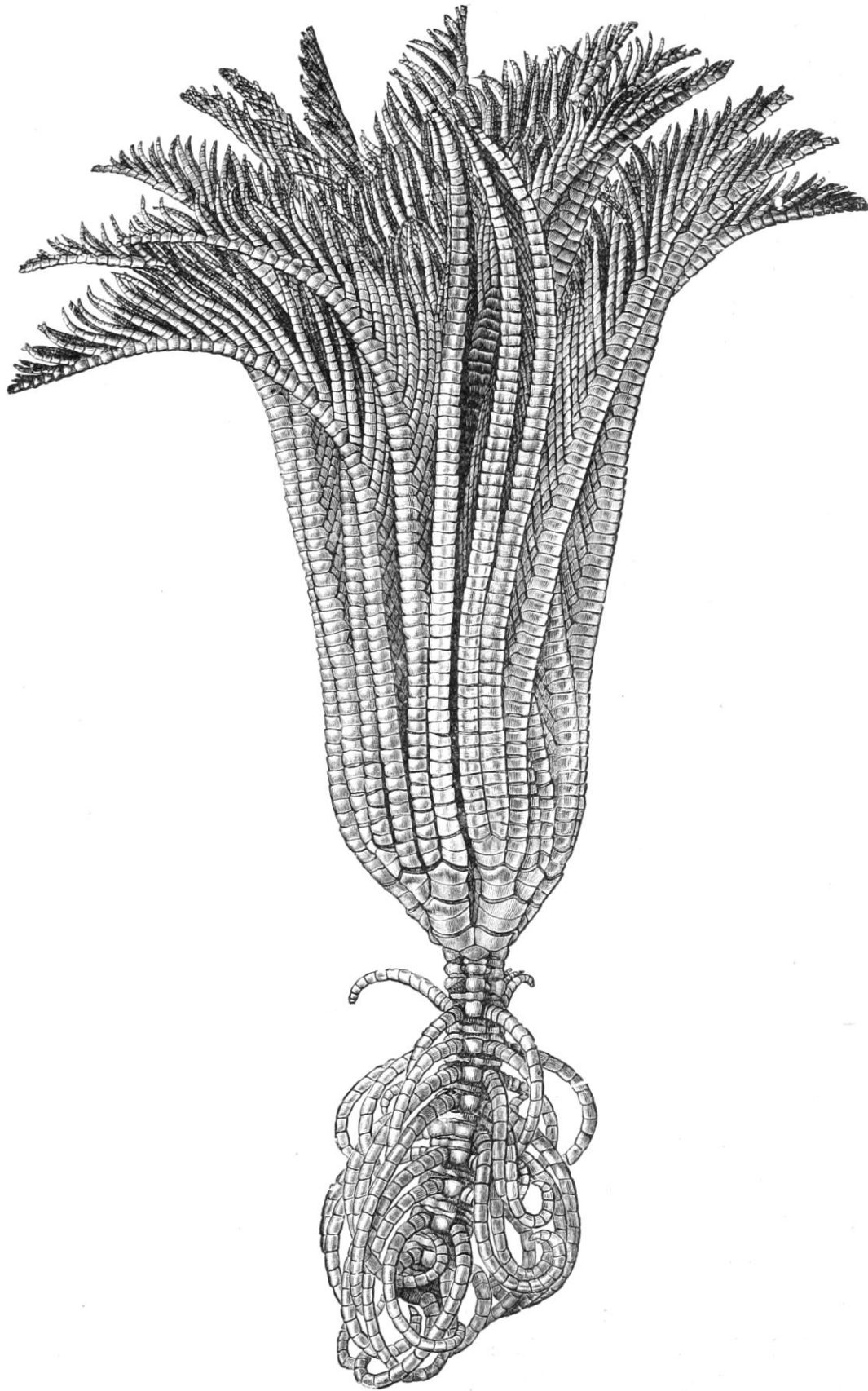
[back](#)



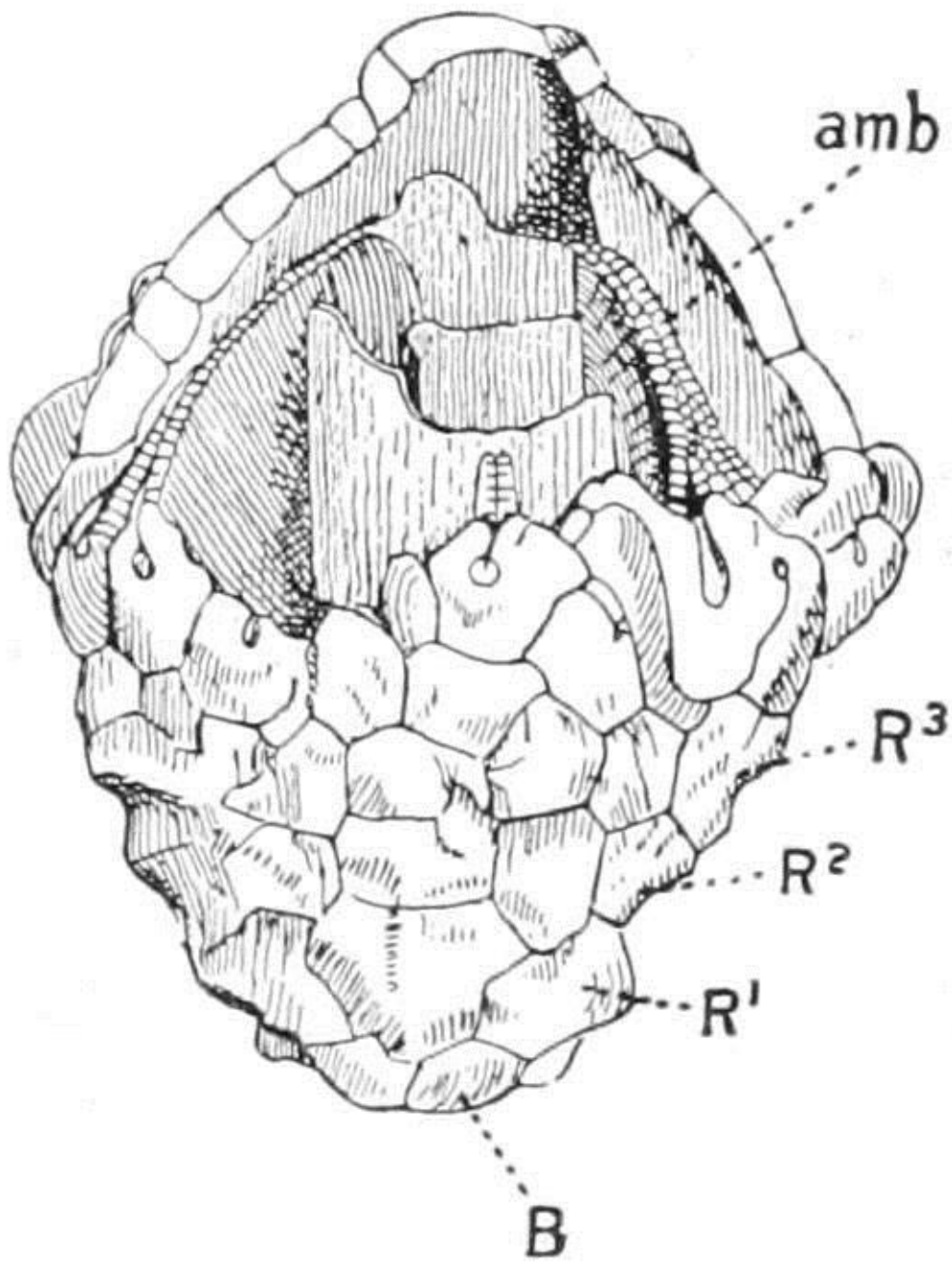
[back](#)



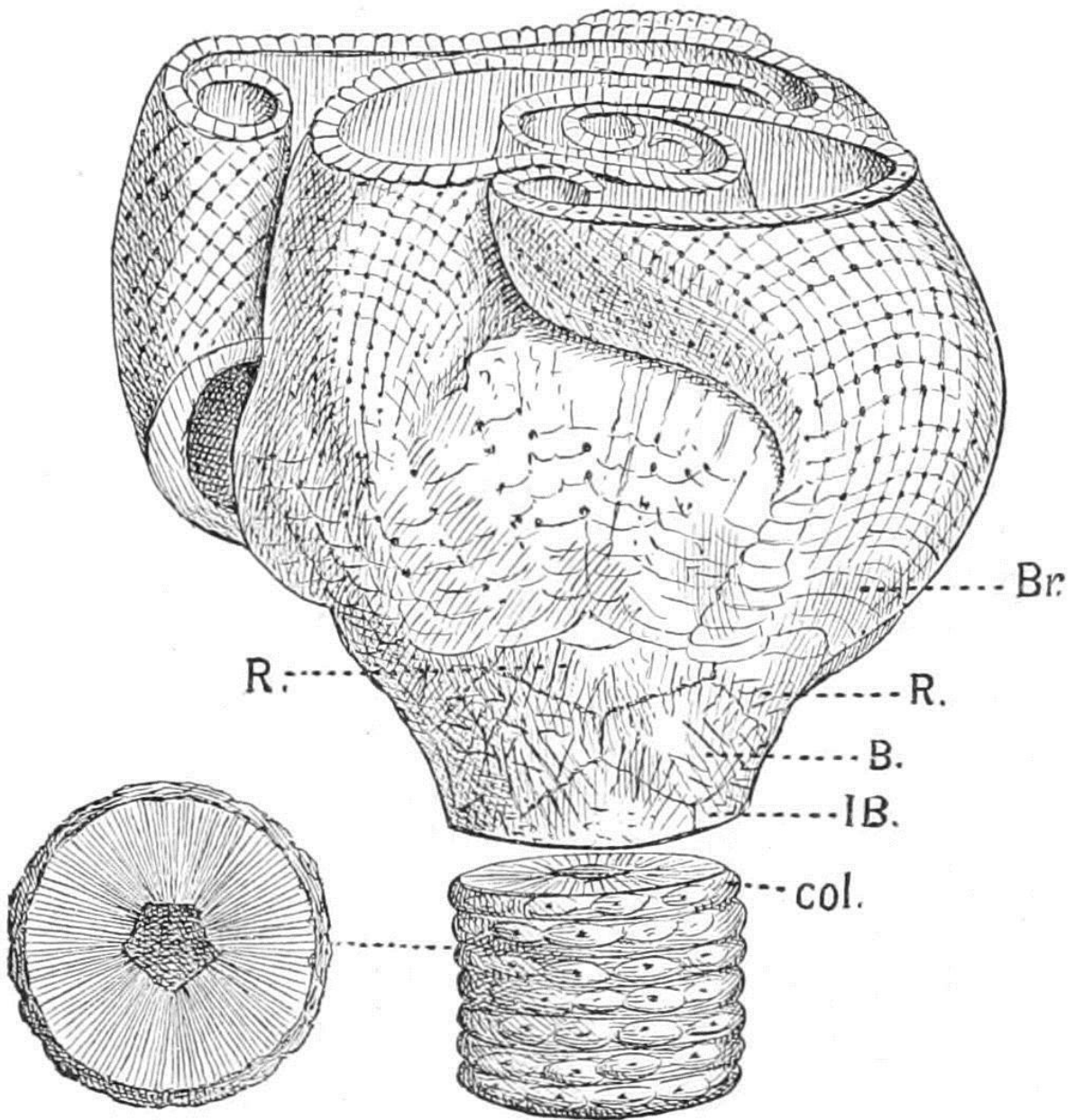
[back](#)



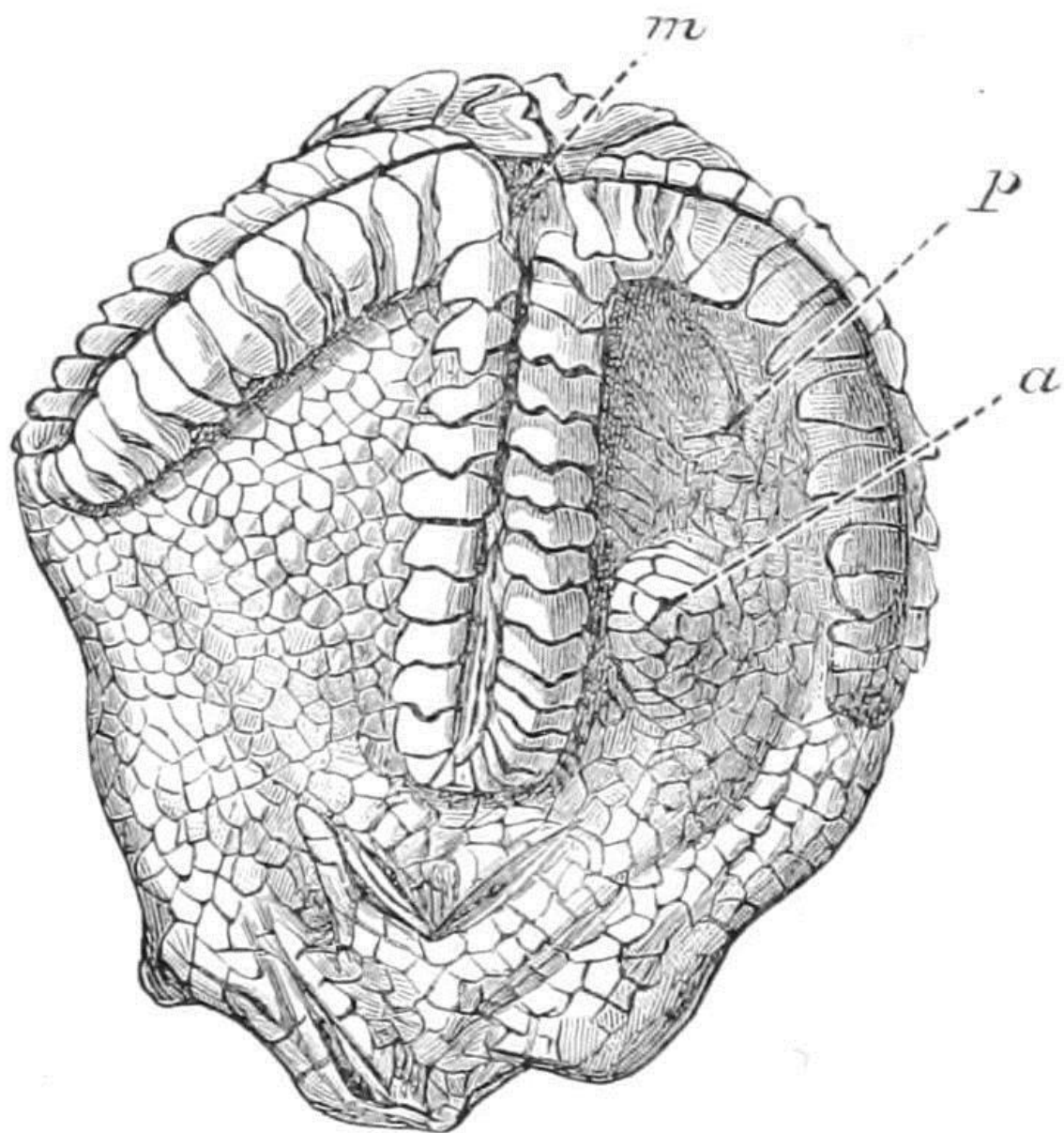
[back](#)



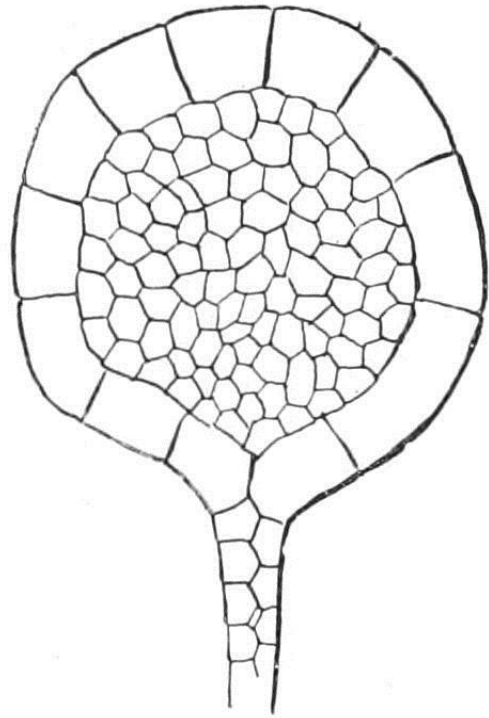
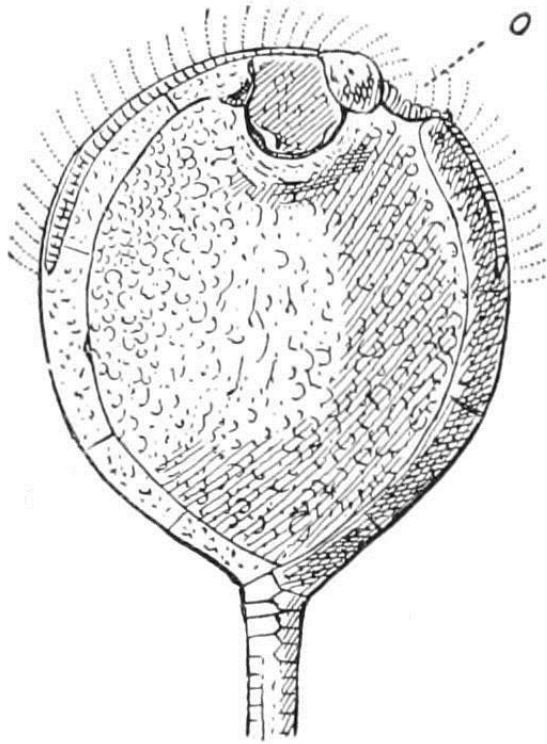
[back](#)



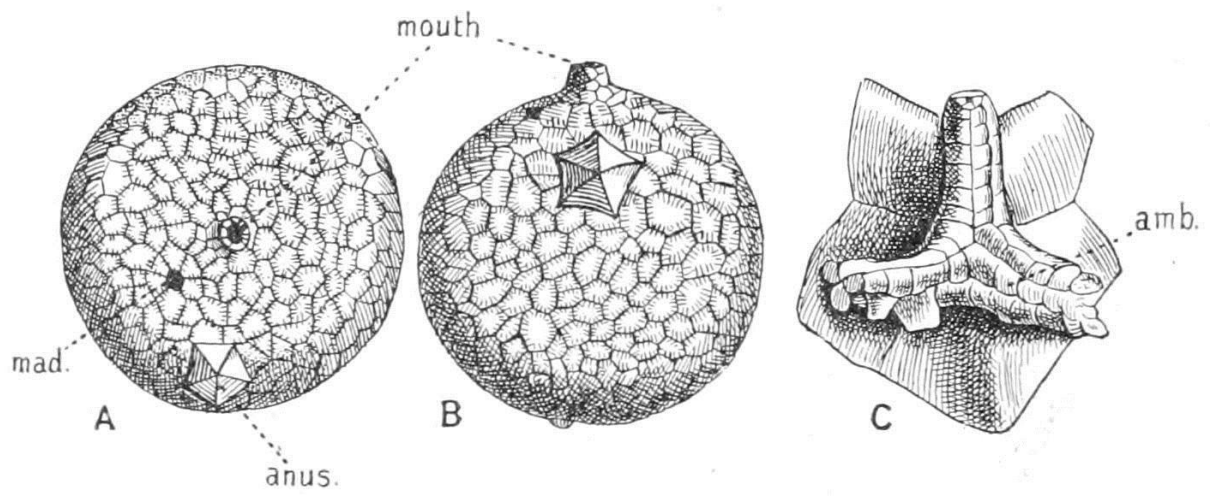
[back](#)



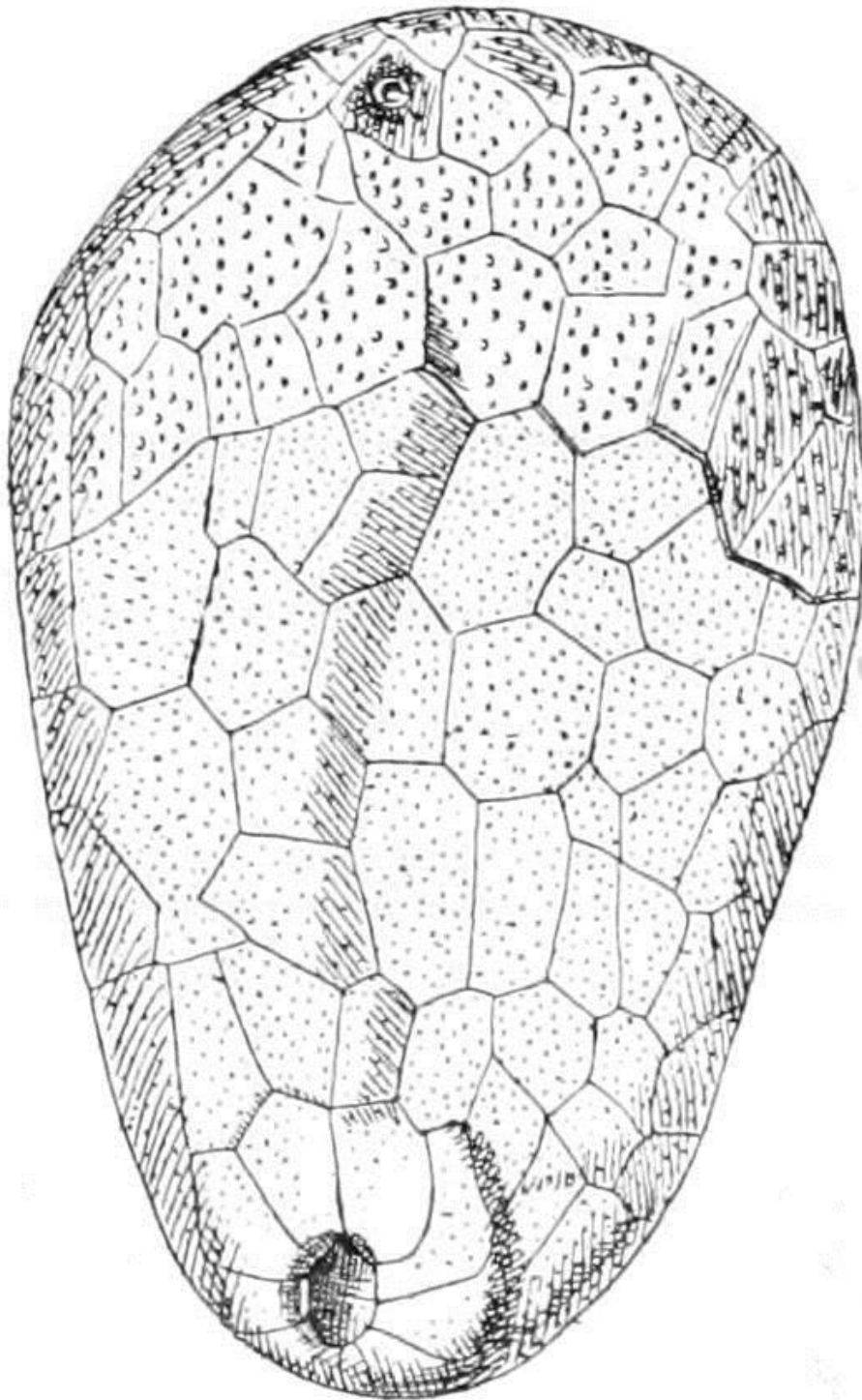
[back](#)



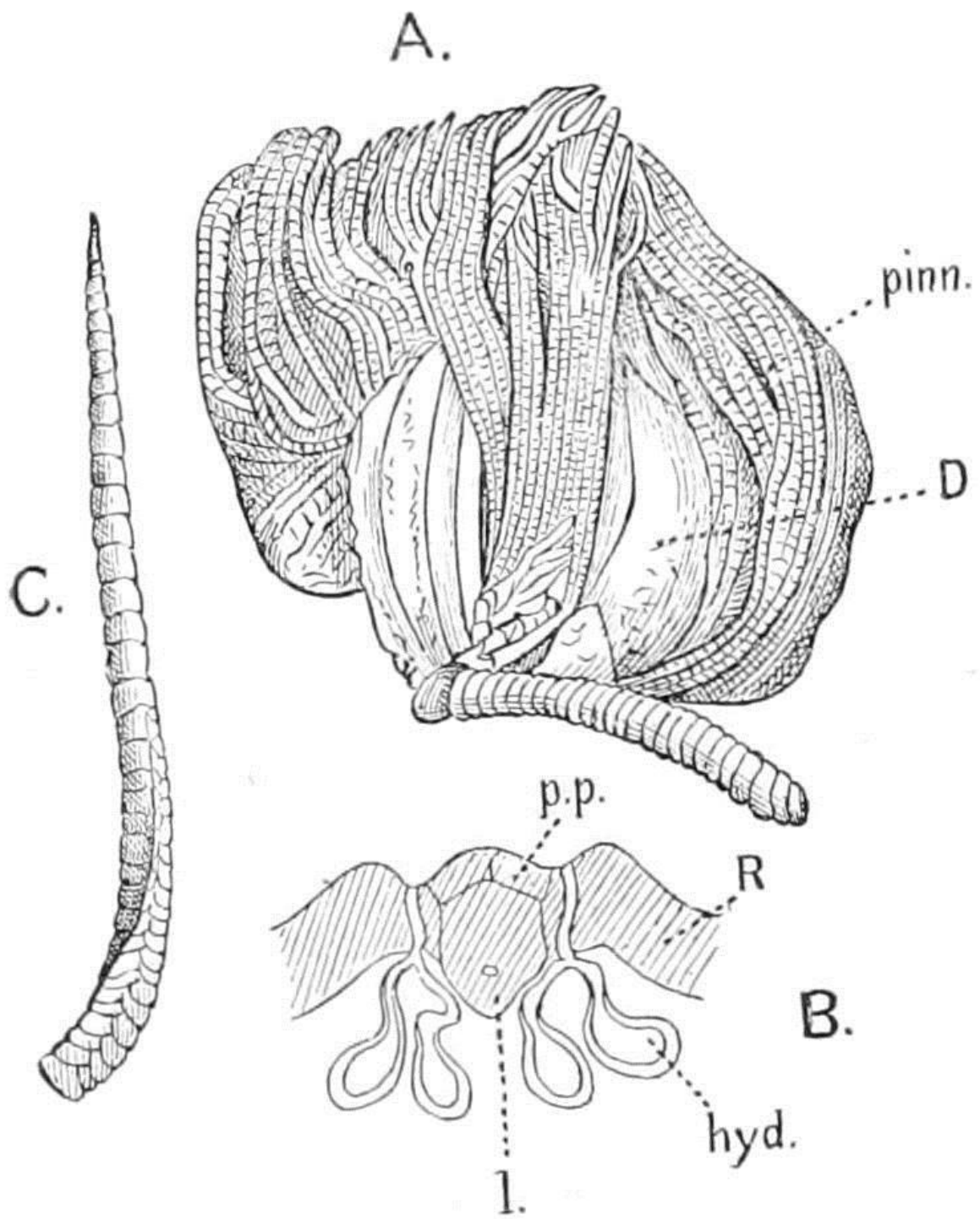
[back](#)



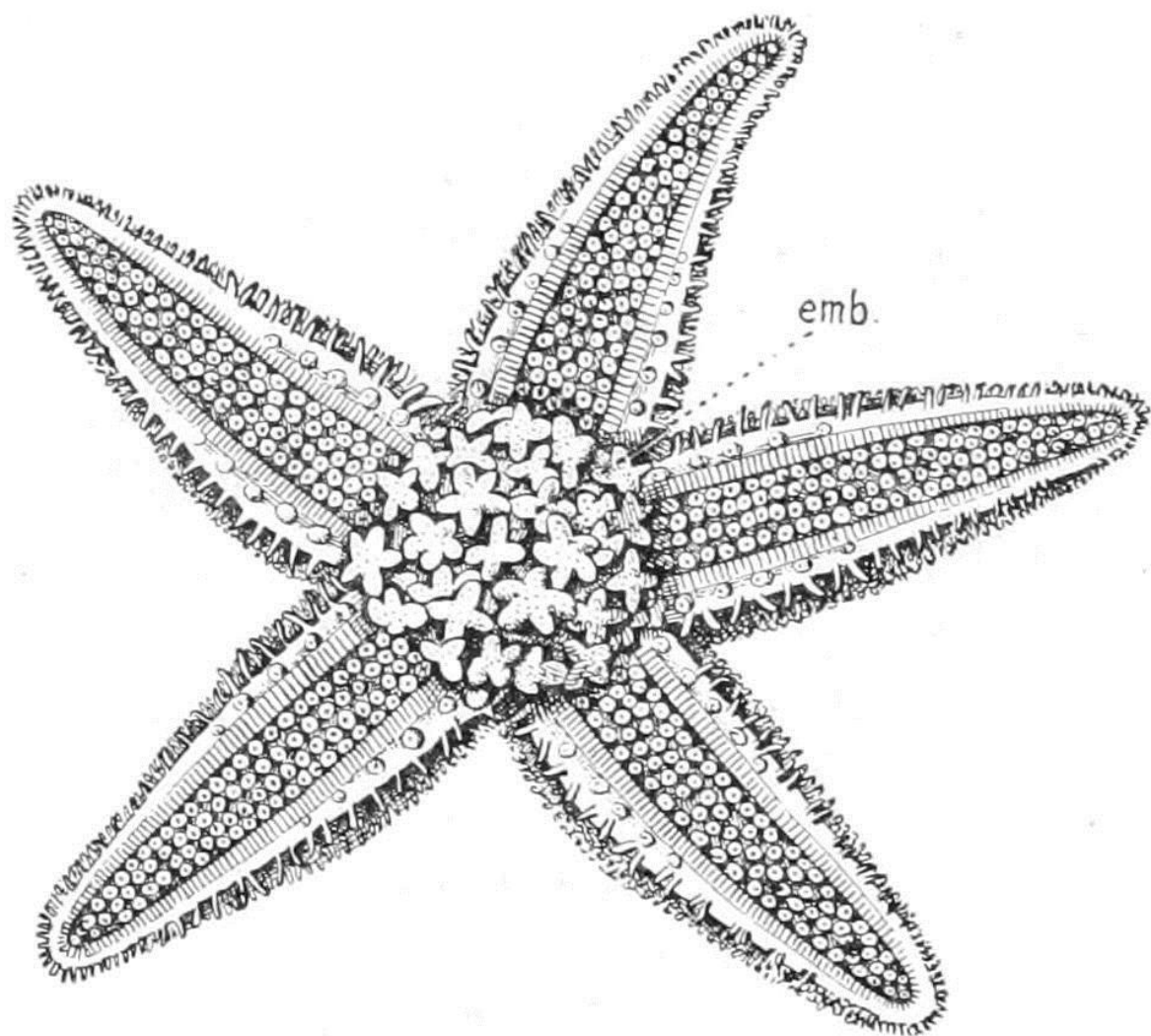
[back](#)



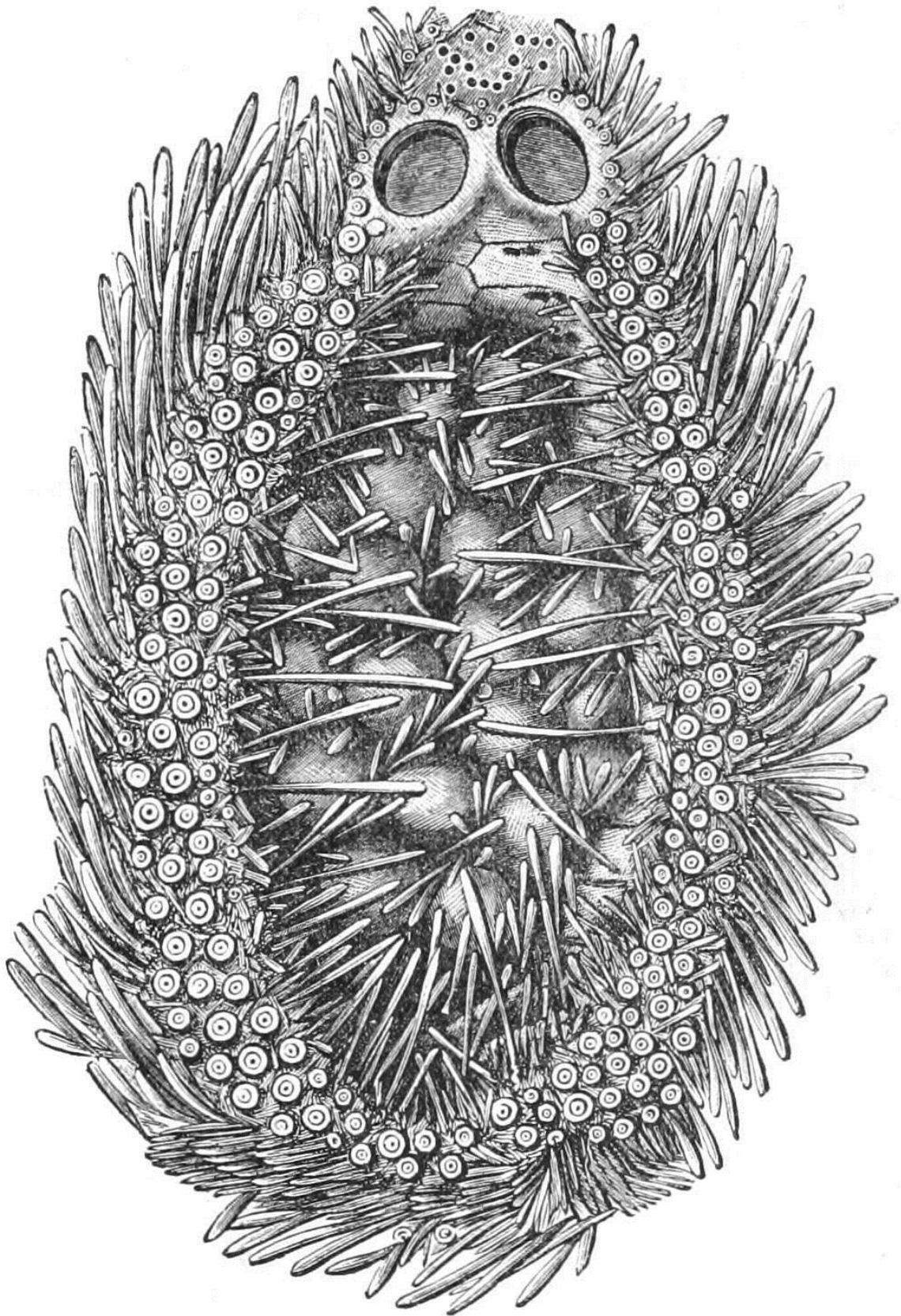
[back](#)



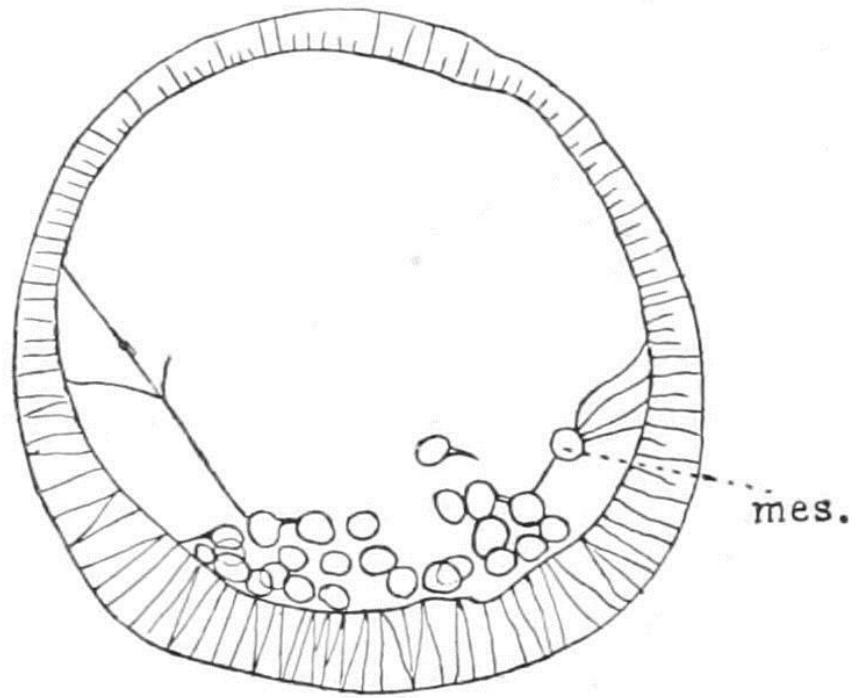
[back](#)



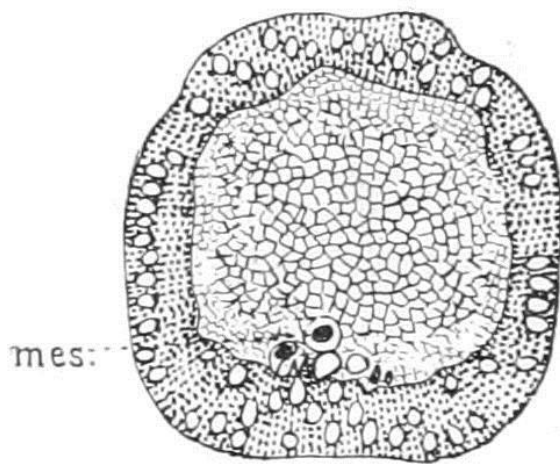
[back](#)



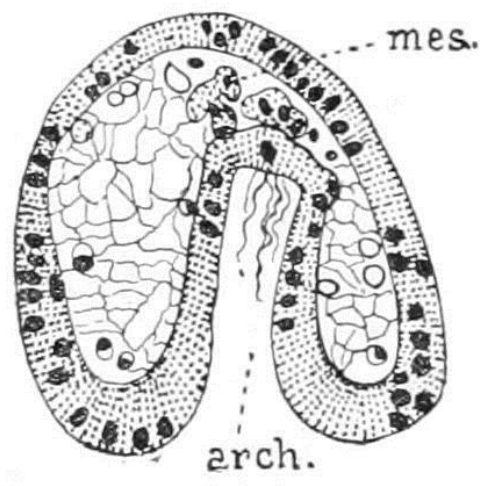
[back](#)



A

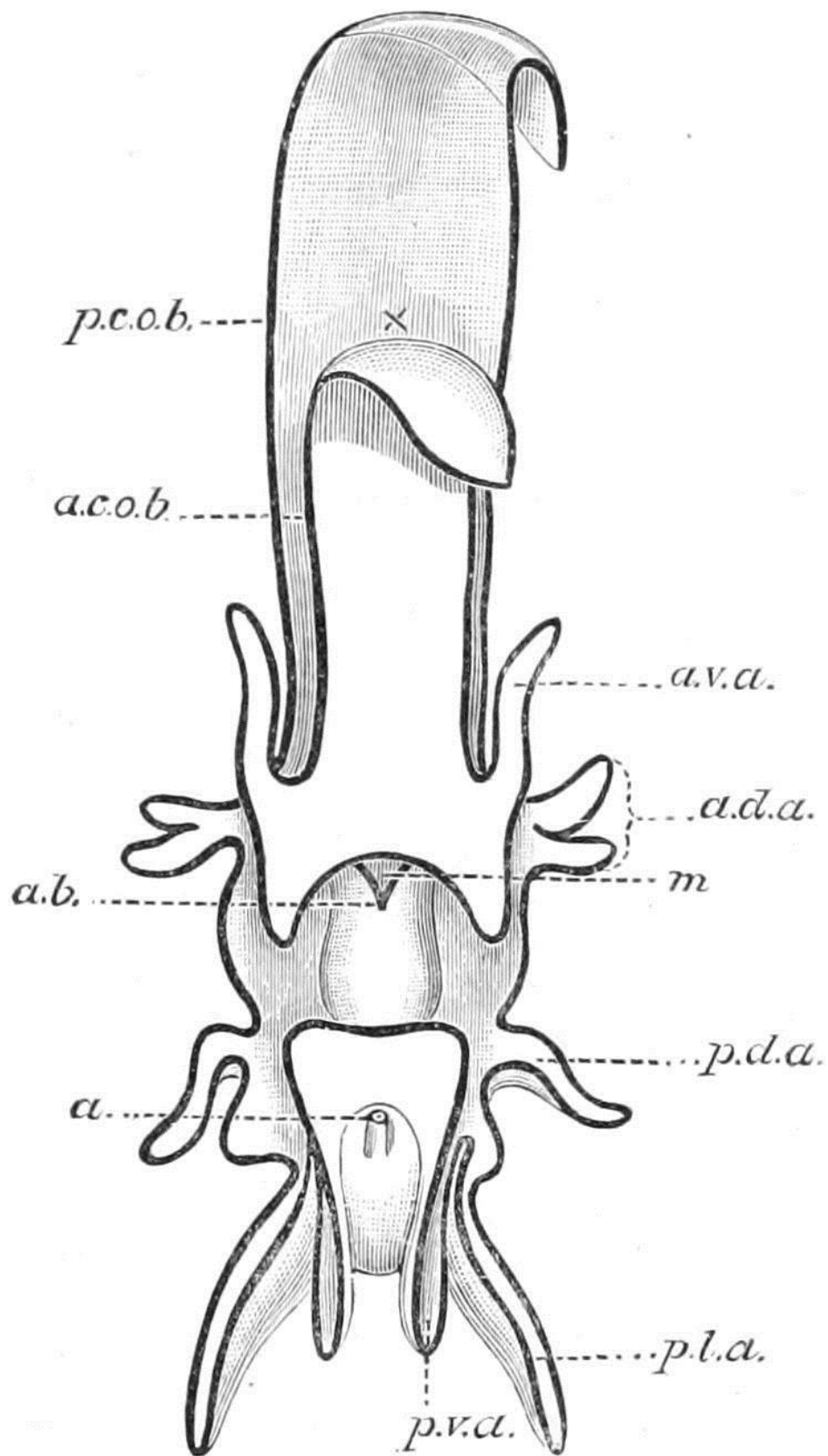


B

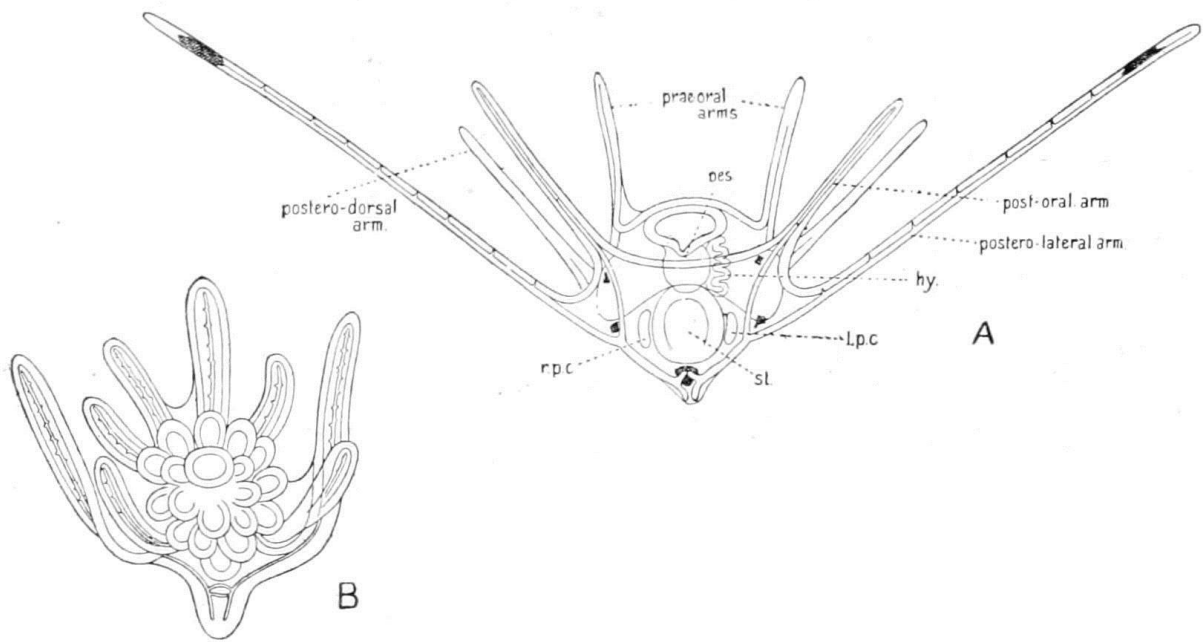


C

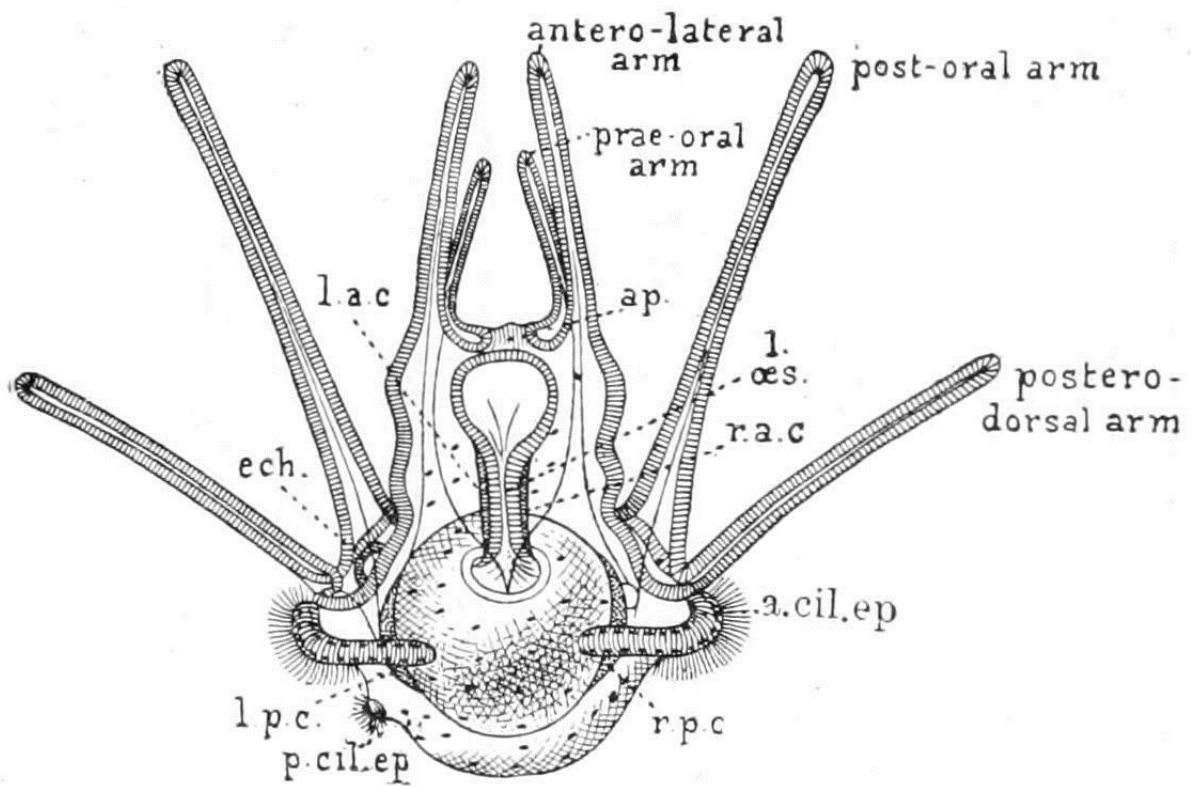
[back](#)



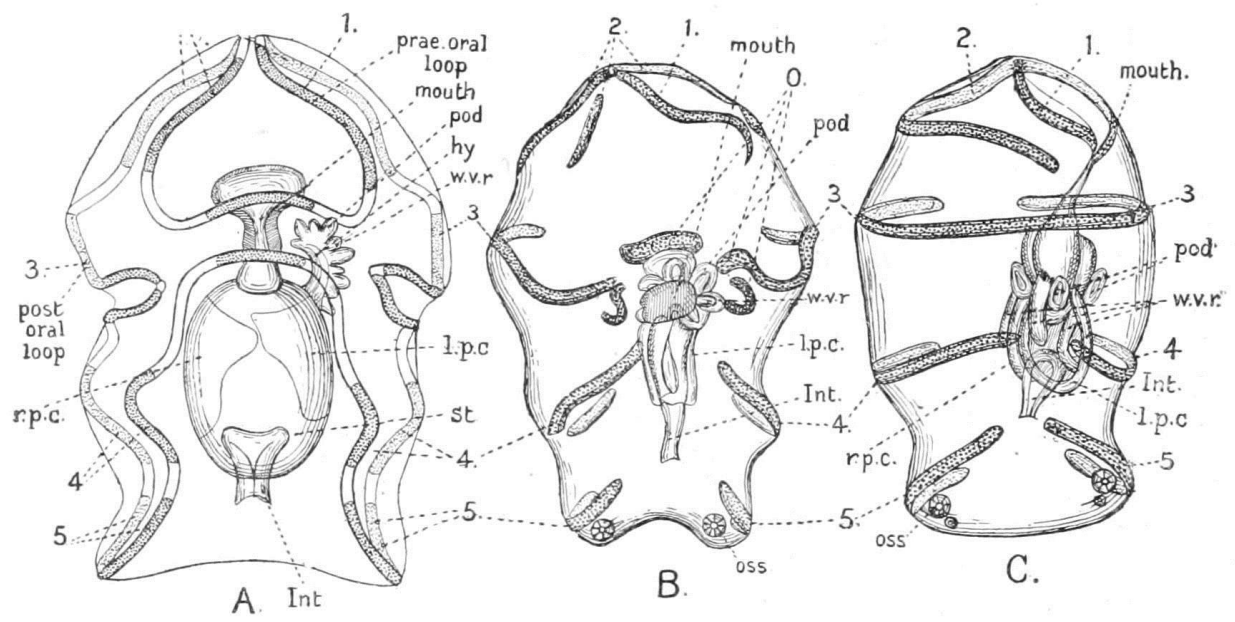
[back](#)



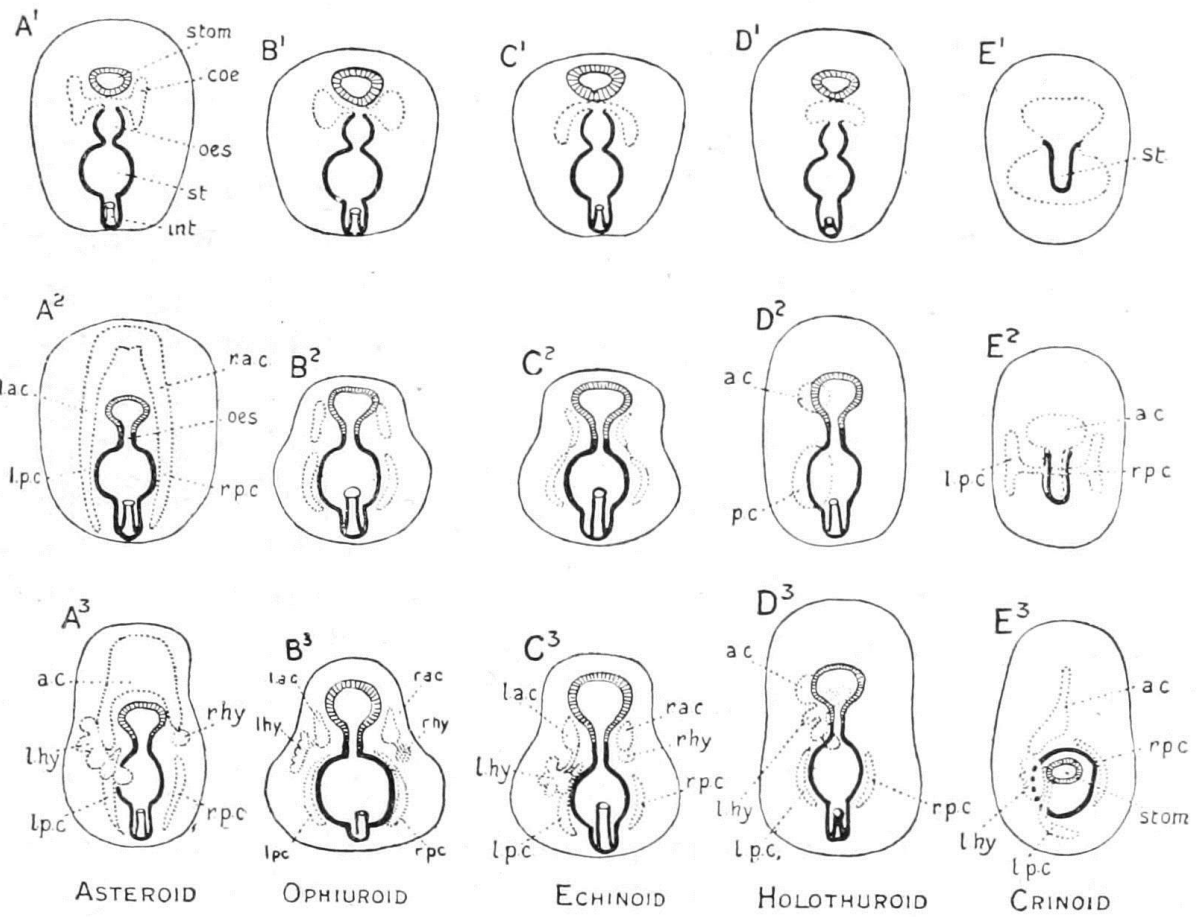
[back](#)



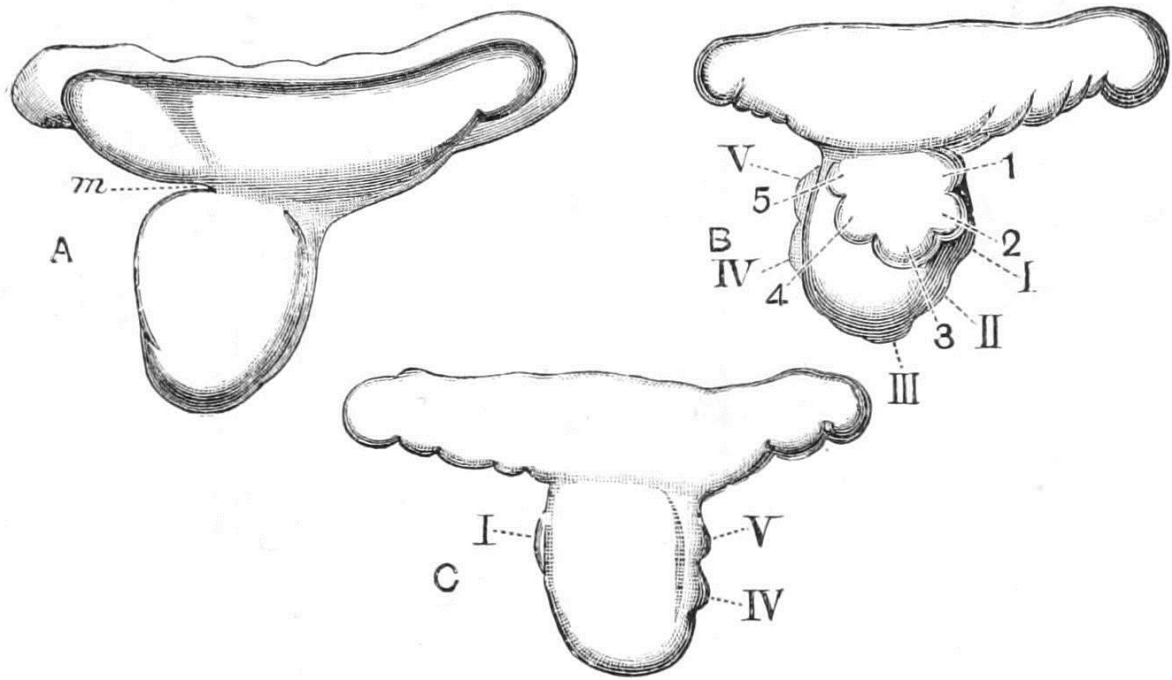
[back](#)



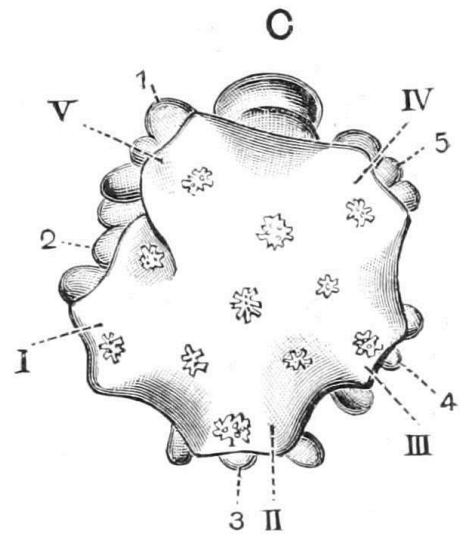
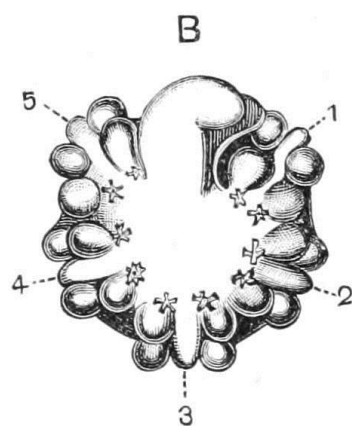
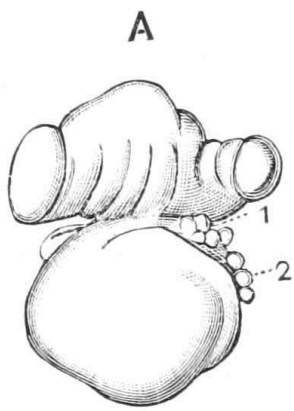
[back](#)



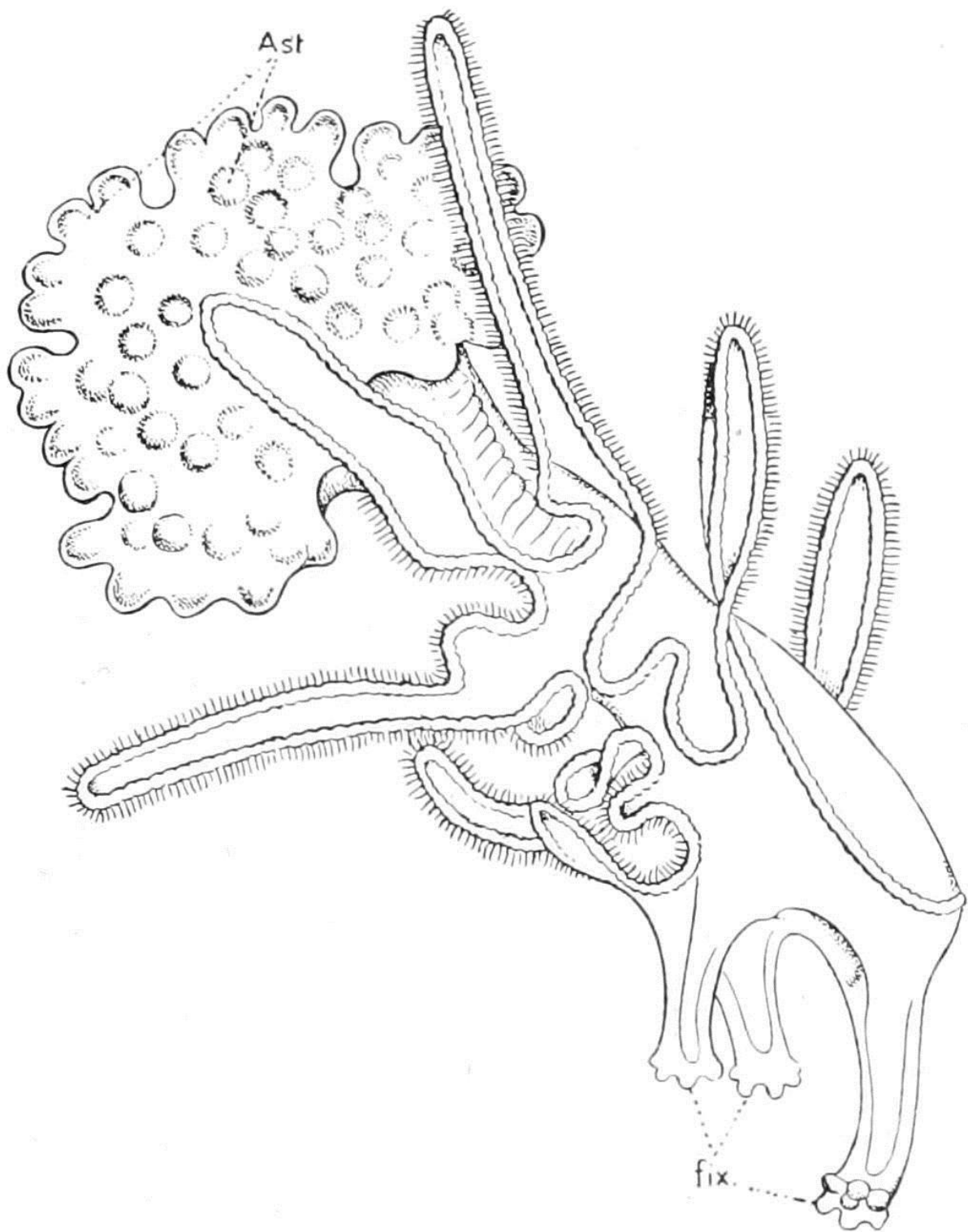
[back](#)



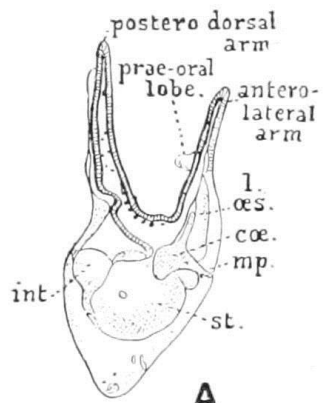
[back](#)



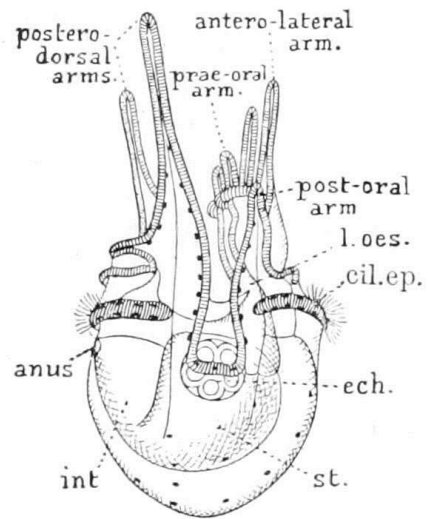
[back](#)



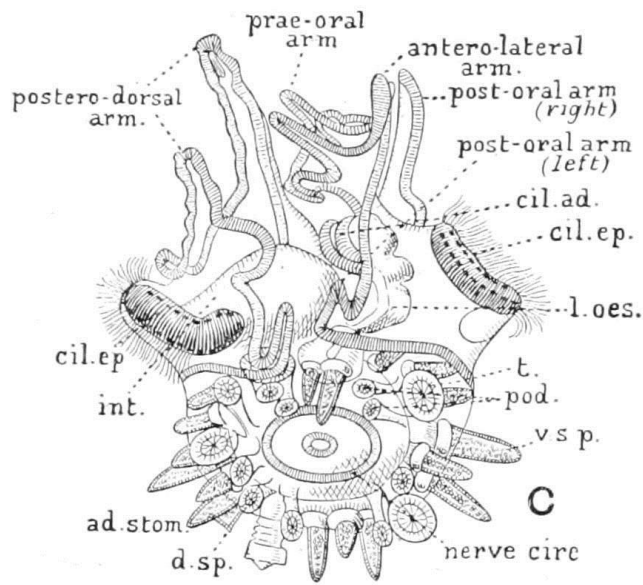
[back](#)



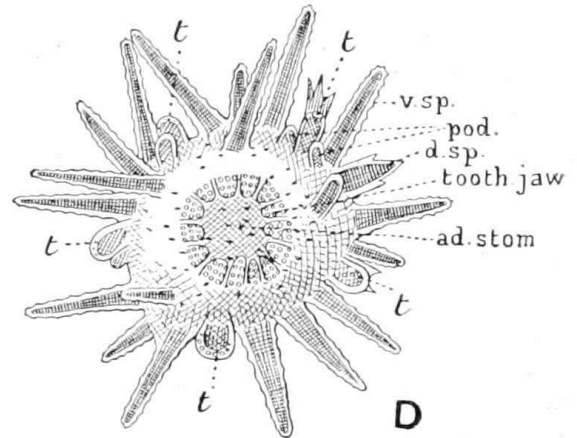
A



B

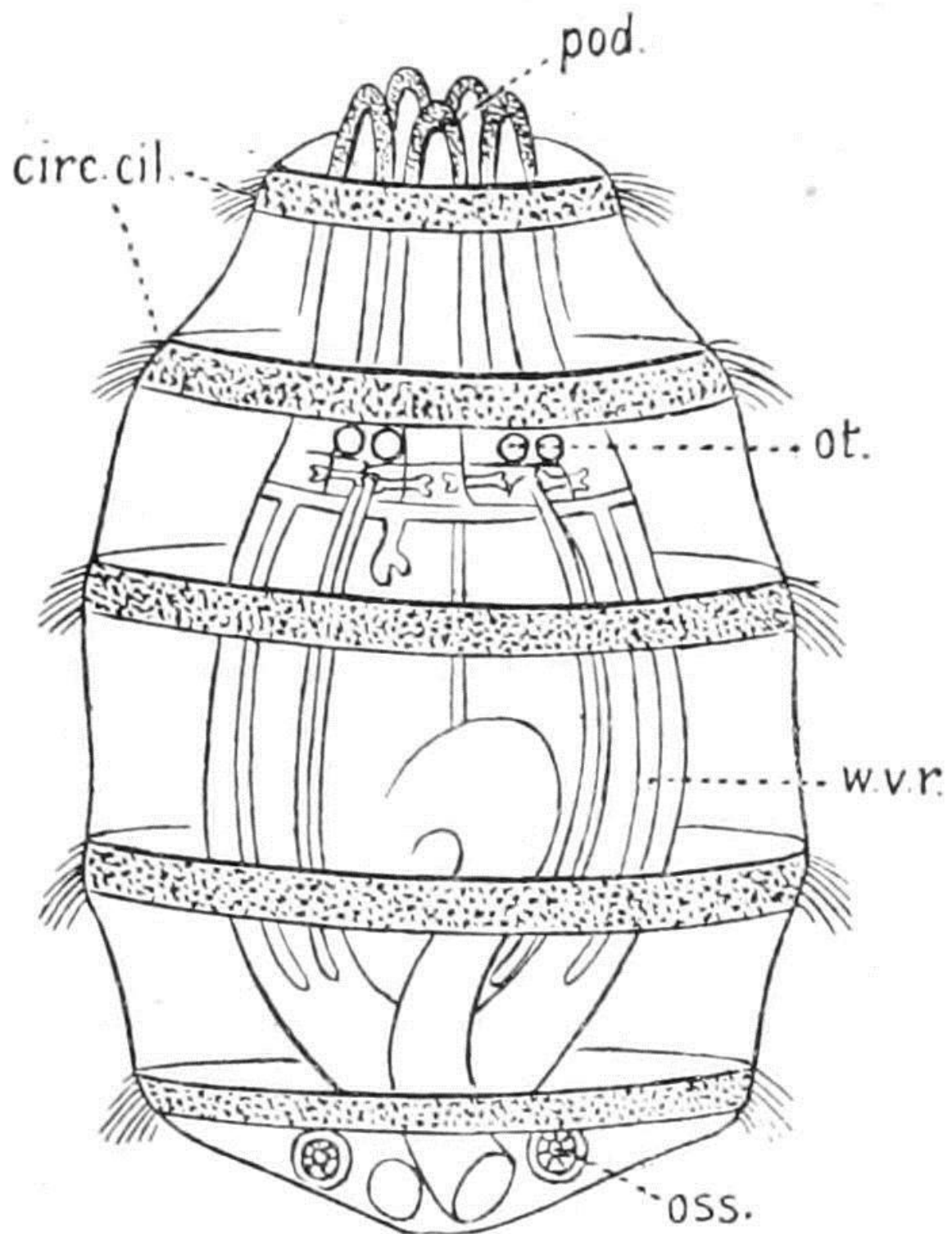


C

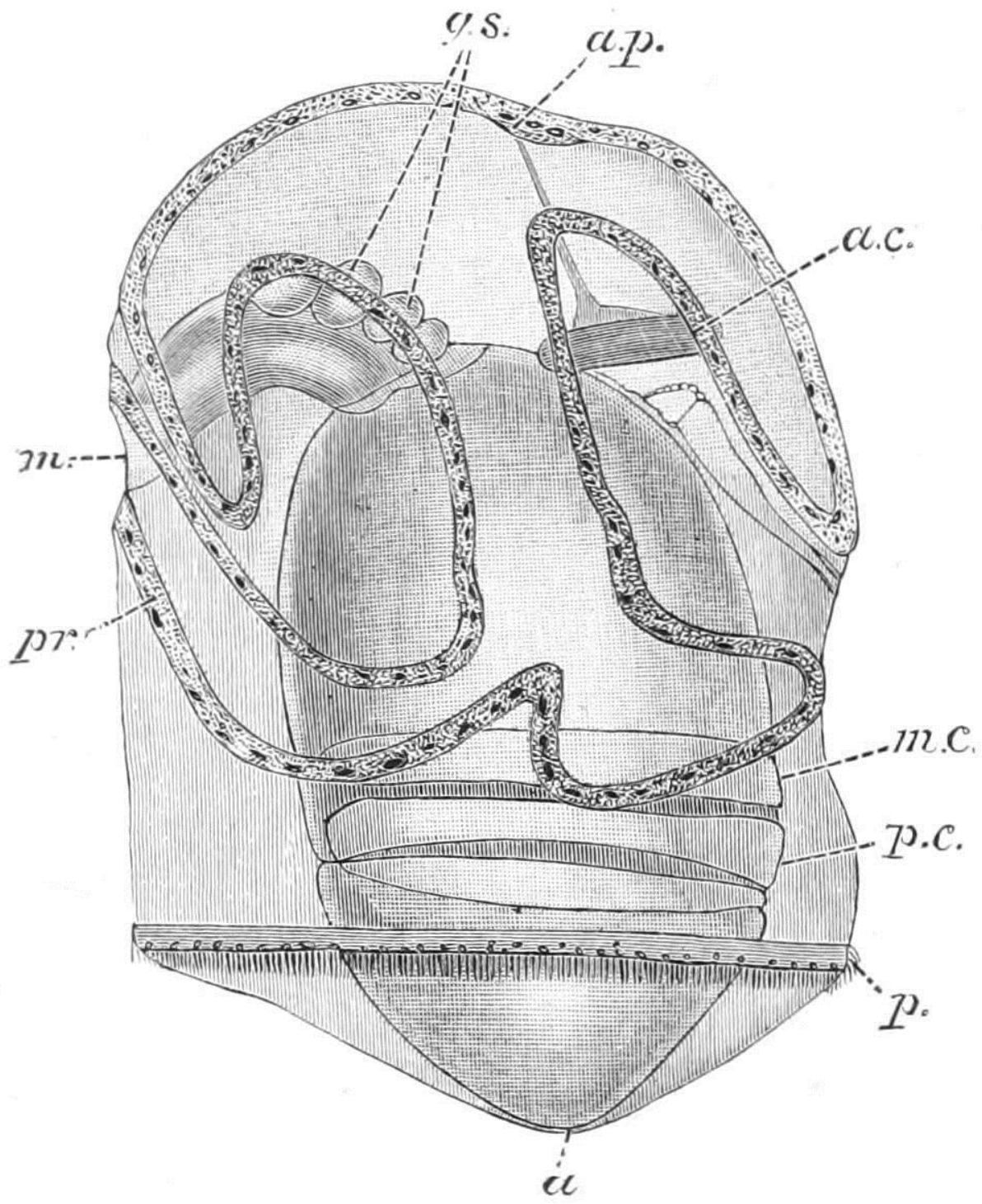


D

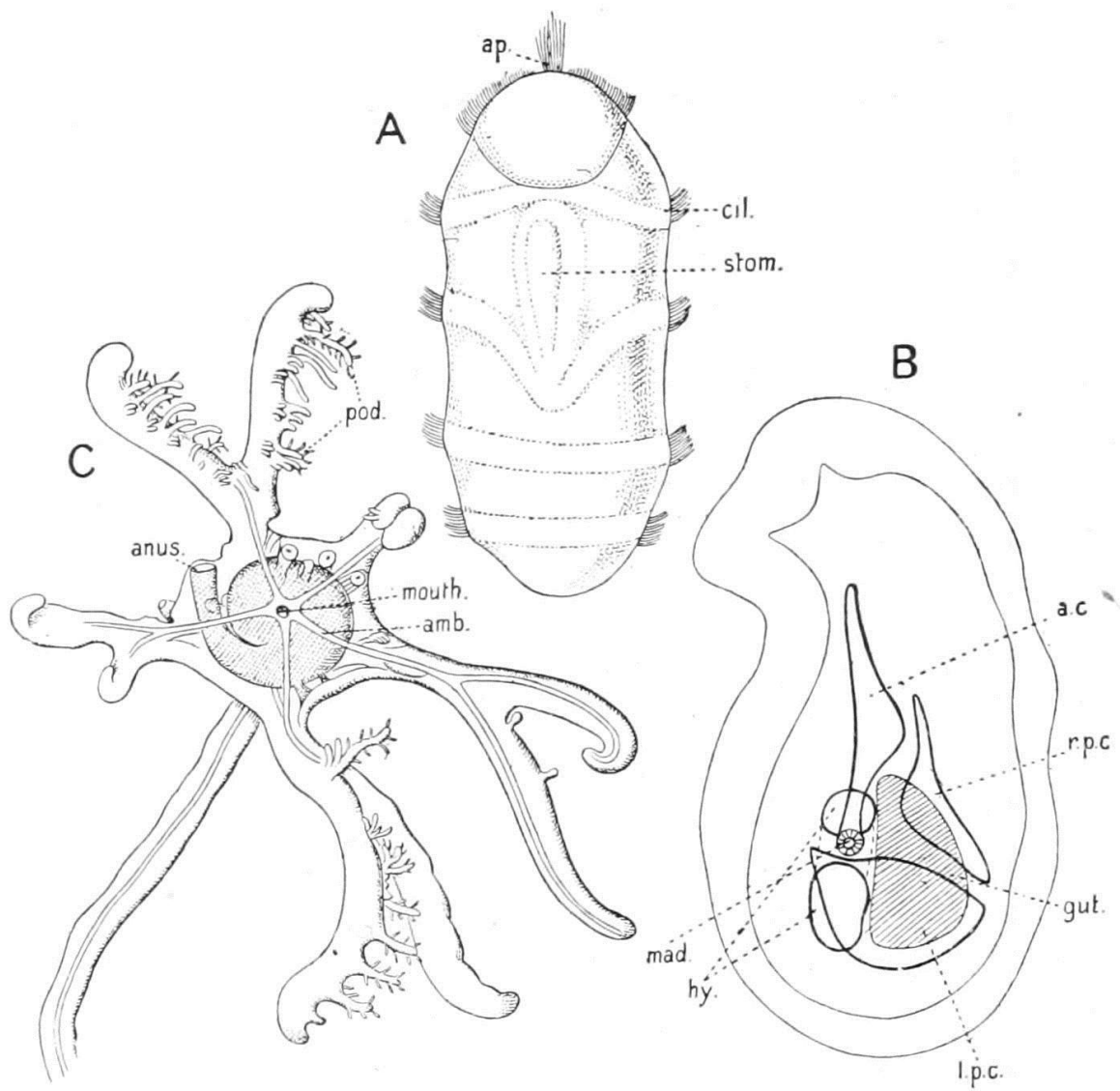
[back](#)



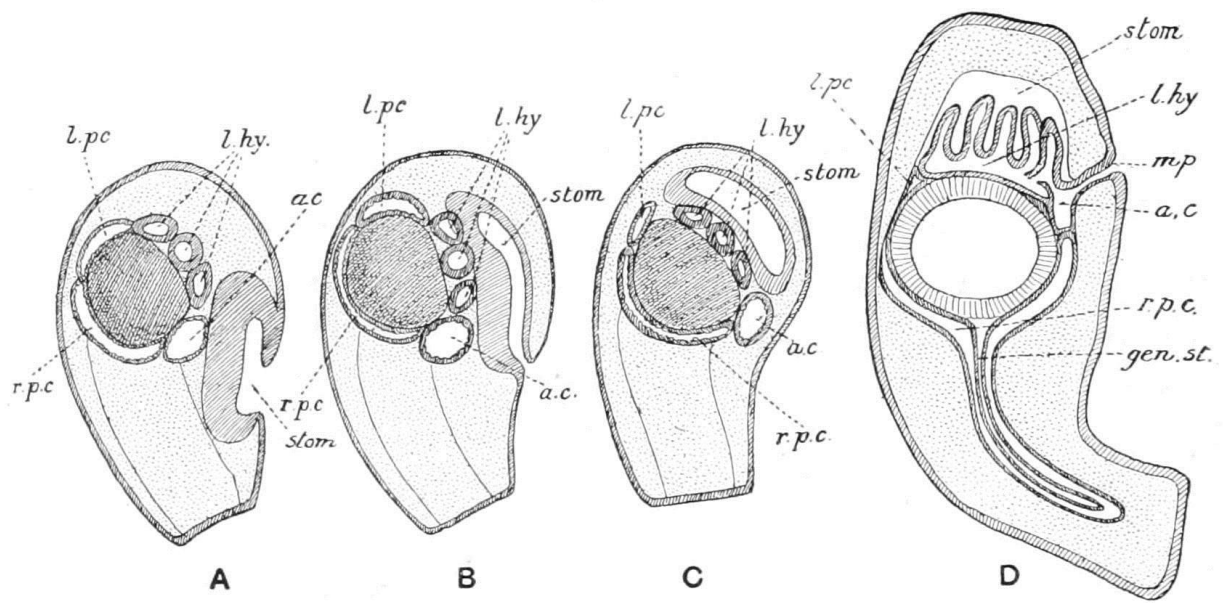
[back](#)



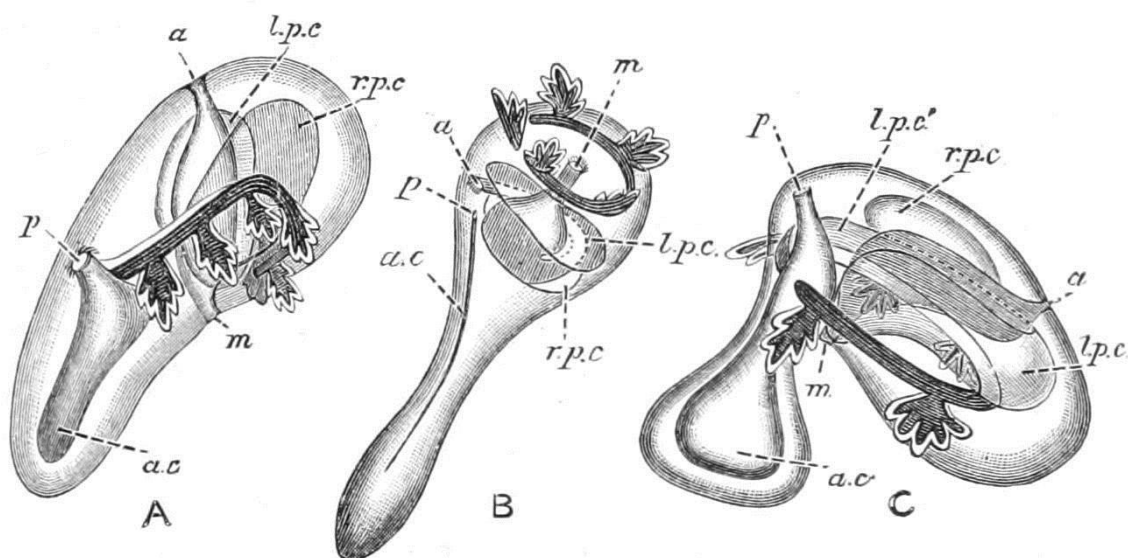
[back](#)



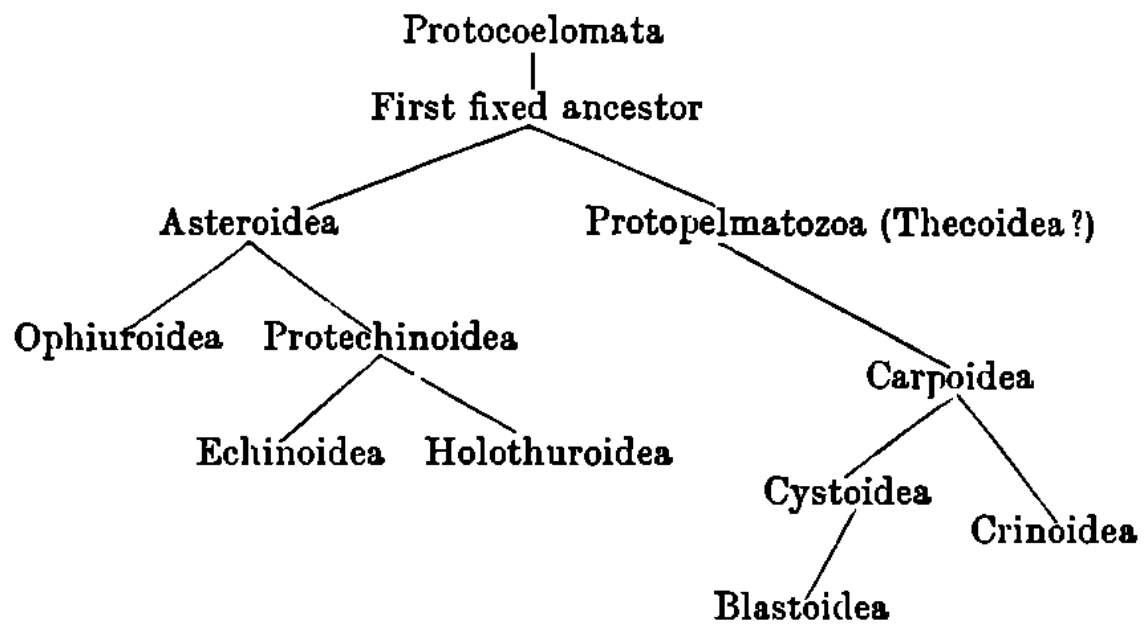
[back](#)



[back](#)



[back](#)



[back](#)